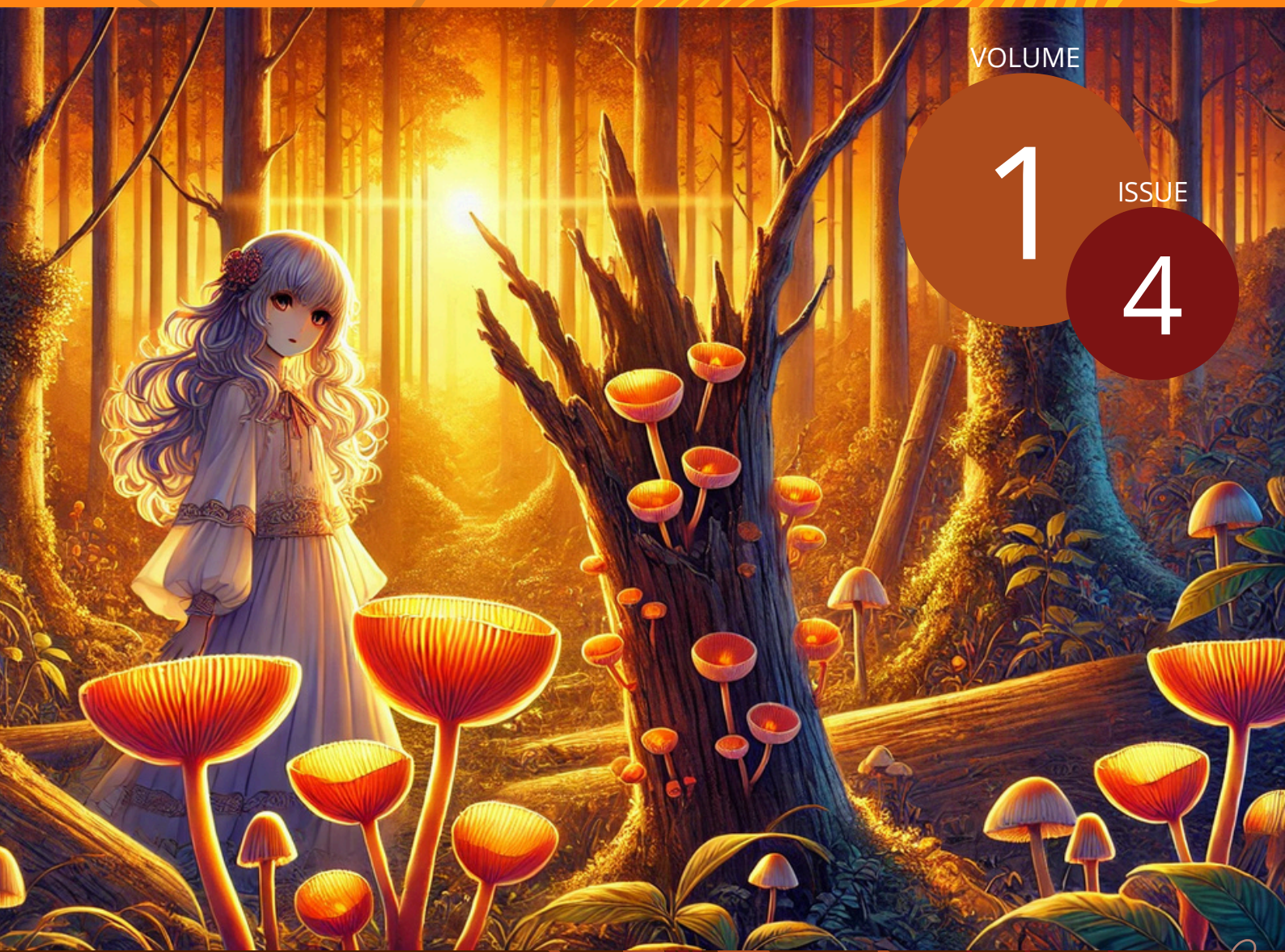
Cookeina speciosa

REVISIÓN DESCRIPTIVA DE BAJO PRESUPUESTO + NOTAS EN LA REPRODUCCIÓN SEXUAL DE PEZIZOMYCOTINA (ASCOMYCOTA).

Ívory DOTkamina

05/09/2025



VOLUME 1 ISSUE 4

IDT

INTERNATIONAL DIACRITIC TEXTS

INTERNATIONAL DIACRITIC TEXTS

Haphazard Alive Descriptions.

Cookeina speciosa.

REVISIÓN DESCRIPTIVA DE BAJO PRESUPUESTO + NOTAS EN LA REPRODUCCIÓN SEXUAL DE PEZIZOMYCOTINA (ASCOMYCOTA).

Ívory DOTkamina[1]

1. evertongaliloh@gmail.com

Resumen. *Cookeina speciosa* es un hongo naranja ascomiceto de la familia de los sarcoscifáceos (Sarcoscyphaceae), que desarrolla cuerpos fructíferos en forma de copa (apotecios). En este artículo reuní lo que pude sobre esta especie (distribución, hábitat, ecología, reproducción, características macroscópicas y microscópicas, taxonomía y parientes cercanos, particularidades científicas: Bioquímica, Ecología de isótopos y Filogenética). No iba a explicar mucho de la reproducción, pero vi que hay términos que es importante comprenderlos bien, así que hice un resumen de lo que se sabe de la reproducción sexual en ascomicetos (orientado a Pezizomycotina), hablándose de: el heterotalismo, estructuras de reproducción sexual (anteridios y ascogonios), desarrollo del ascocarpo, tipos de ascocarpos y su estructura, tipos de ascos, la formación de las ascosporas y las otras formas de reproducción sexual (homotalismo y pseudohomotalismo). ¿Conclusión? Ninguna, espero...

Abstract. *Cookeina speciosa* is an orange ascomycete fungus belonging to the Sarcoscyphaceae family, which develops cup-shaped fruiting bodies (apothecia). In this article, I have gathered everything I could find about this species (distribution, habitat, ecology, reproduction, macroscopic and microscopic characteristics, taxonomy and close relatives, scientific particularities: Biochemistry, Isotope Ecology, and Phylogenetics). I wasn't going to explain much about reproduction, but I saw that there are terms that are important to understand well, so I summarized what is known about sexual reproduction in ascomycetes (focused on Pezizomycotina), discussing: heterothallism, sexual reproduction structures (antheridia and ascogonia), ascocarp development, types of ascocarps and their structure, types of asci, the formation of ascospores, and other forms of sexual reproduction (homothallism and pseudohomothallism). Conclusion? None, I swear…

Keywords. Cookeina speciosa, Pezizomycotina, 13C, 15N, máxima verosimilitud, máxima parsimonia, conidios, blastoconidios, artroconidios, heterotalismo, homotalismo, pseudohomotalismo, ascos, ascosporas, anteridio, ascogonio, hifas envolventes, gametangios, protoascocarpo, ascocarpo, peritecio, apotecio, cleistotecio, pseudotecio, estroma, paráfisis, perífisis, pseudoparenquimatoso.

OPEN ACCESS

Cite as: DOTkamina I. 2025. *Cookeina speciosa*. A low-budget descriptive review + Notes on sexual reproduction of Pezizomycotina (Ascomycota). Haphazard Alive Descriptions. In: International Diacritic Texts: 1 (4), 53-167 pp. DOI: 10.5281/zenodo.17374606

Recibido: 29/08/2025

Revisado: 01/09/2025

Aceptado: 04/09/2025

Publicado: 05/09/2025

Creative Commons mediado por IDT. ¿Cuál CC? Pues el siguiente:

La sustitución u omisión del autor está prohibida. Disponible para uso universitario o de cualquier otro nivel educativo. Prohibida la venta de este archivo.

A modo de introducción...

Se supone que esto iba a ser un libro entero con la ~~*hastía*~~ de especies, pero ya llevaba mucho tiempo y solo lograba hacer de unas 6 especies, de las 9000 que planeaba hacer. Ya me di cuenta de que eso iba a ser sencillamente un proyecto muy largo e imposible de hacer por un solo individuo. Me gustaría poder decir que busco colaboradores, pero la neta que estoy más pobre que un mendigo y no tendría con qué financiar, así que para qué alargar excusas. Decidí publicar la compilación de información que hice sobre este hongo, *Cookeina speciosa*, para no botar el esfuerzo a la basura. Hmmm espero te sirva lo que está escrito aquí. No te olvides de referenciar 😊

Ilustración 1. (*HEIKALA* 01/10/2024 Jan 10).

"Aaah jaja, os hace gracia. ¿Sabéis que hace más gracia? LA SAL-".

— Coach Roberts.

"● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ● ●"

— William Cleveland.

"Wow. You just- uhh- You clicked those... You clicked those things! I love when people click buttons! That's so cool. Anyways, I don't care. BYE BYE!".

— Sab.

"Oye bro quería agradecerte por donarme un corazón 🗿".

— skibiditralalero_ en rudivick7.

"Hola Bodoque aAaAaAH-".

— Rosario.

"TÚU 👿" *Sonido dramático.

— NEMMYfr al ver una pelota amarilla.

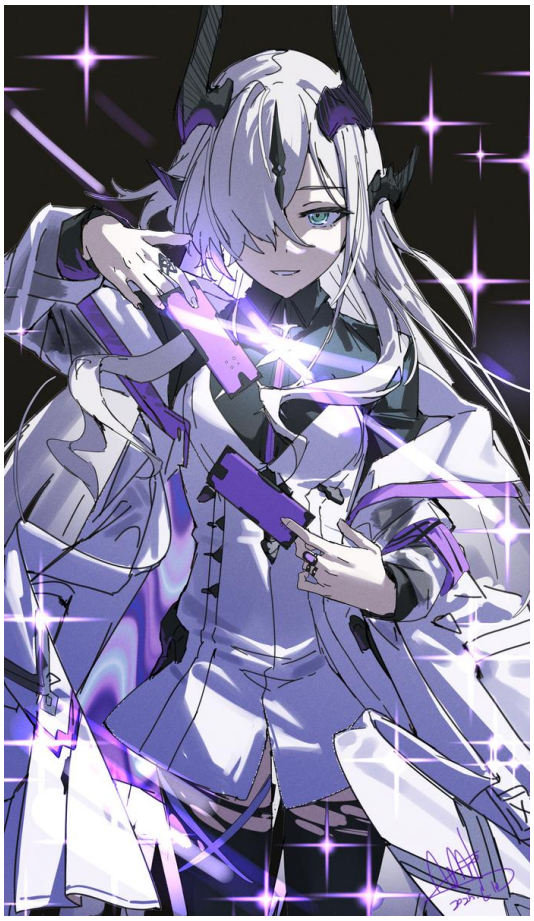


Ilustración 2. (*七田のQTIAN* 06/10/2025 Jun 10).

Imagen de portada: Ívory DOTkamina. Generado con IA (DALL-E). Prompt: “Anime girl in the middle of a forest at an orange sunset, standing in front of a dead tree where some cup-shaped mushrooms of the *Cookeina speciosa* species are growing, orange fruiting body, no more than 4 cm in size, so they look small”. La imagen es inexacta en muchos sentidos, y no representa fielmente la morfología y tamaño de *Cookeina speciosa*. Puede usarse libremente y modificarse.

Diseño de portada: The International Diacritic Texts Monoteam Inc.

Declaración de uso de IA: en este texto hay ciertos segmentos que se han escrito con ayuda de IA (ChatGPT), principalmente para aclarar términos no existentes en la web, o cuyo significado o interpretación era ambiguo. Dichos segmentos están indicados propiamente en el escrito como “según ChatGPT…” o similar.

Declaración de la información presente: la información en este documento ha sido revisada para evitar que sea plagiada, y que siga los parámetros adecuados de parafraseo. Sin embargo, en caso de haber un fragmento o sección de texto en donde considere que haya plagio, o sea un fragmento de su autoría y considere que no debería ser usado, por favor, siéntase libre de comunicarlo a mi correo electrónico. Dado el estilo informal de este documento, es posible que vea expresiones o palabras malsonantes que no estén en línea con el estilo científico de un documento de investigación formal. Ese es precisamente uno de los objetivos, romper la barrera de la formalidad. Por favor, tenga en cuenta que cualquier comentario o texto que le pueda parecer ofensivo, es siempre con el objetivo de hacer humor y no debería tomarse en serio. Si considera que este documento no es para usted o que no está acorde a sus principios éticos o literarios, abandone la lectura.

Declaración del uso de imágenes: todas las imágenes empleadas en este documento pertenecen a otros autores, mismos que son debidamente indicados en el título que hay inmediatamente debajo de la imagen, y cuyos nombres, así como los títulos de tales obras, aparecen en el listado de referencias al final del documento. Hay imágenes cuyo autor fue imposible de determinar, en ese caso se hace mención al sitio de donde se obtuvo o al usuario que subió dicha imagen. Si usted es el creador de alguna de esas imágenes “sin autor”, igualmente comuníquese conmigo por correo. Cualquier otra imagen que no tenga indicación de autor es de mi autoría (DOTkamina). Estas imágenes son de uso libre siempre y cuando se brinde el adecuado reconocimiento al autor (DOTkamina).

Índice de contenidos: *Cookeina speciosa*.

La descripción de bajo presupuesto como tal.

1.1. Distribución (pp. 58-59).
1.2. Hábitat (p. 59).
1.3. Etología (p. 59).
1.4. Ecología (p. 59).
1.5. Reproducción (pp. 59-60).
1.6. Descripción (pp. 61-68).
1.7. Denominaciones vernaculares (p. 69).
1.8. Aspectos etnomicológicos (p. 69).
1.9. Cultura popular (p. 70).
1.10. Particularidades científicas (pp. 70-84).
1.11. Sinonimias (p. 85).
1.12. Taxonomía completa (pp. 86-90).

Anexos.

2. La textura en hongos (p. 91).
3. La reproducción en ascomicetos (p. 92).
    3.1. Ciclo anamórfico o asexual (pp. 92-94).
    3.2. Ciclo teleomórfico o sexual en Pezizomycotina (pp. 95-96).
        3.2.1. El heterotalismo (pp. 96-97).
        3.2.2. La naturaleza de los anteridios y ascogonios en ascomicetos heterotálicos (pp. 98-104).
        3.2.3. La plasmogamia en ascomicetos heterotálicos (pp. 104-108).
        3.2.4. La creación del ascocarpo (pp. 108-117).
        3.2.5. Los tipos de ascocarpos (pp. 118-127).
        3.2.6. Los ascos y su formación (pp. 127-131).
        3.2.7. Los tipos de ascos (pp. 131-133).
        3.2.8. Las ascoesporas (pp. 134-136).
        3.2.9. Las otras alternativas al heterotalismo (pp. 136-147).

Referencias.

pp. 148-165.

Cookeina speciosa.

(Fr.) Dennis, Mycotaxon, 51: 239 (1994).

Clado Eumycota, subreino Dikarya, división **Ascomycota**, clase **Pezizomycetes**, orden **Pezizales**, familia **Sarcoscyphaceae**.

Ilustración 3. (*FEDE2CR* 10/09/2021 Oct 9).

1.1. Distribución.

Distribución en el mundo: Asia Tropical (incluyendo China, Filipinas, Indonesia, Malasia, Tailandia); África Ecuatorial (incluyendo Camerún y la República Democrática del Congo) y Madagascar; Suramérica (incluyendo Brasil, Colombia, Ecuador, Venezuela), Centroamérica (incluyendo México); Las Antillas (incluyendo Martinica); Australia y Nueva Guinea (*VAN VOOREN AND LOPEZ* 2002; *COLFUNGI* 2021; *ZENG ET AL.* 01/13/2023; *CHAVES ET AL.* 07/09/2024).

Localizaciones exactas:

- **Distribución en Ecuador**: Guayas, Napo, Pastaza, Orellana (*ORDÓÑEZ* 2019).
    - **Regiones naturales (Ecuador)**: Bosque Húmedo Tropical del Chocó, Bosque Húmedo Tropical Amazónico (*ORDÓÑEZ* 2019). Según el MAE, estaría en el Bosque siempreverde piemontano del Norte de la Cordillera Oriental de los Andes (*VICENTE-PÉREZ* 09/11/2020).
- **Distribución en Colombia**: departamentos de Amazonas, Antioquía, Caldas, Caquetá, Chocó, Magdalena y Quindío (*COLFUNGI* 2021). **Localizaciones destacadas**: en guaduales de la Reserva Natural La Montaña del Ocaso, departamento de Quindío (*VALENZUELA ET AL.* 10/03/2016).
- **Localizaciones destacadas en México**: común en las selvas de Tabasco, de junio a marzo (*GARCÍA* 2006); también se lo ha registrado en la Reserva Ecológica El Edén, Quintana Roo (*GUZMÁN* 2003).
- **Localizaciones destacadas en Las Antillas**: en la isla de Martinica (*VAN VOOREN AND LOPEZ* 2002).

- Localizaciones destacadas en América Central: esta especie parece ser común en el bosque panameño húmedo tropical (*Lou et al.* 2021).
- Localizaciones destacadas en Malasia: en el campus principal de la Universiti Sains Malaysia (USM), que se ubica en la costa este de la Isla de Penang (*Hasnah et al.* 2014).
- Localizaciones destacadas en Indonesia: en el bosque tradicional de Kantuk-Sintang (Hutan Adat Kantuk-Sintang) (*Purwayantie et al.* 2022), provincia de Kalimantan.

Ilustración 4. Mapa de distribución de *C. speciosa*, obtenido de GBIF. Ese punto en Inglaterra es simplemente una muestra de material almacenada en esa localización, no es un punto real donde puedas encontrar a la especie.

1.2. Hábitat.

En regiones tropicales de entre 50 a 2100 msnm (*ColFungi* 2021), donde existan bosques primarios, secundarios y chakras (*Vicente-Pérez and Peñuela* 2021).

1.3. Etología.

- Hábito: cuerpos fructíferos (ascocarpos de tipo apotecio) individuales o gregarios (*Ekanayaka et al.* 2016; *Vicente-Pérez and Peñuela* 2021).
- Procesos temporales: en las selvas de Tabasco, sus ascocarpos surgen entre junio a marzo (*García* 2006). En el sur de China, sus ascocarpos surgen de verano a otoño (*Li et al.* 2024).

1.4. Ecología.

Lignícola y saprótrofo [1] indefinido, en rastrojos, troncos y árboles en descomposición (*Vicente-Pérez and Peñuela* 2021), y a veces en frutas (*Hasnah et al.* 2014). Una de las plantas en descomposición en donde se le ha encontrado fue *Guadua angustifolia* en la Reserva Natural La Montaña del Ocaso (Colombia) (*Valenzuela et al.* 10/03/2016).

1.5. Reproducción.

Ciclo asexual: no se ha reportado (*Ekanayaka et al.* 2016). En una especie cercana, *Cookeina sulcipes*, se observó la formación de blastoconidios y artroconidios (estos últimos

[1] Saprótrofo o saprotrófico: que obtiene sus nutrientes de la materia orgánica en descomposición.

unicelulares) surgiendo de las ascosporas (*PADEN* 01/01/1975). Ambos son modos de reproducción asexual en ascomicetos (véase "Anexos → La reproducción en los ascomicetos → Ciclo anamórfico o asexual" pp. 92-94).

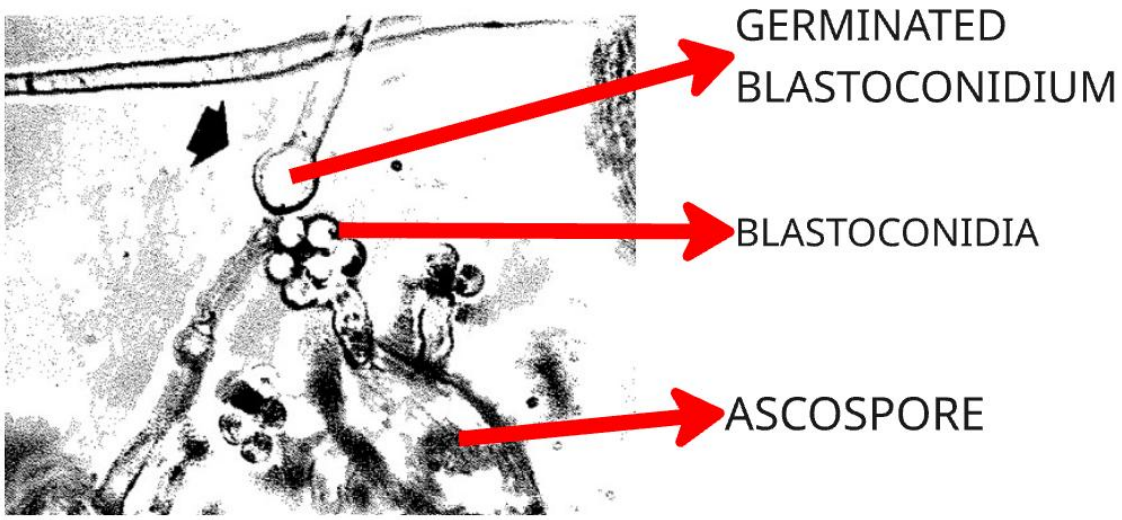


Ilustración 5. *Cookeina sulcipes*, ascospora que ha desarrollado un grupo de blastoconidios, uno de ellos ha germinado y creado hifas. Imagen modificada de: (*PADEN* 01/01/1975).

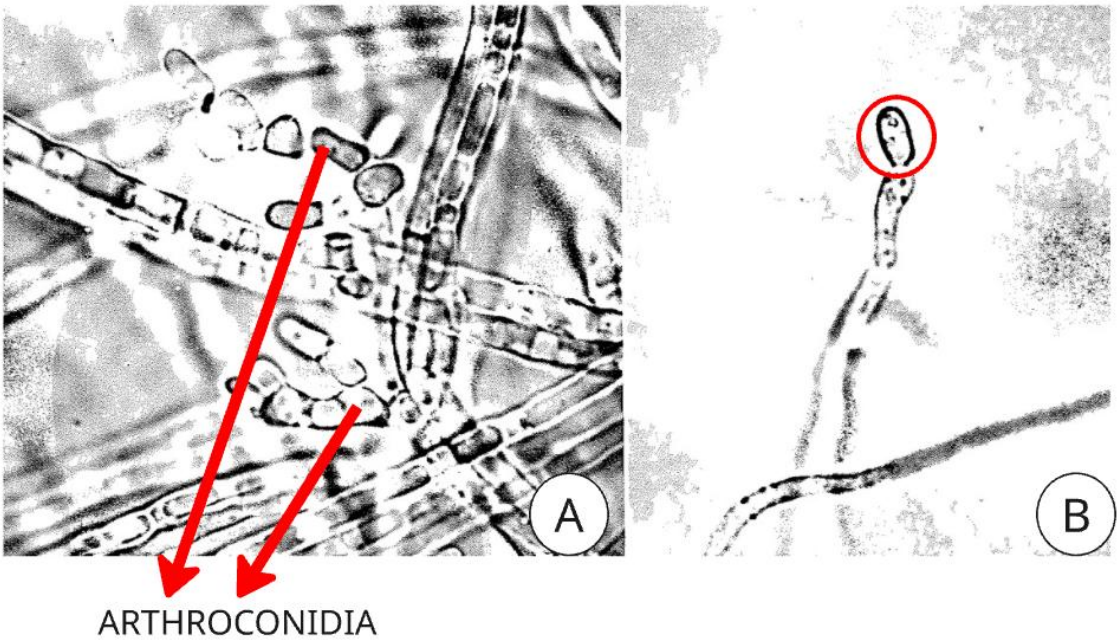


Ilustración 6. *Cookeina sulcipes*. A) Artroconidios. B) Un artroconidio que ha germinado y originado hifas. Imagen modificada de: (*PADEN* 01/01/1975).

Ciclo sexual: debería ocurrir bajo el esquema general de Pezizomycotina (Véase "Anexos → Ciclo teleomórfico o sexual en Pezizomycotina" pp. 95-96). Tipo de ascocarpo generado: **apotecio**. Se desconoce si el tipo de sistema MAT (los locus que albergan los genes de identidad sexual MAT) es heterotálico (se necesitan dos individuos de diferente identidad MAT para la reproducción sexual) u homotálico (los individuos tienen dos identidades MAT al mismo tiempo, y pueden ejercer autofertilización).

1.6. Descripción.

Para conocer más sobre terminologías del ascocarpo, véase "Anexos → Ciclo teleomórfico o sexual en Pezizomycotina → La creación del ascocarpo pp. 108-117; y Los tipos de ascocarpos → Apotecios pp. 119-121).

Ascocarpo: de tipo **apotecio** (con forma de copa) (Ilustración 3). 0'5 a 3'5 cm de diámetro (Ecuador y Yumka' (México): 2 a 4 cm). Rara vez hasta 6 cm de diámetro. 4 cm de alto. Según (*Ekanayaka et al.* 2016), el tamaño del apotecio es de 1 a 5 x 1 a 8 cm. Los apotecios surgen individualmente o en grupo. Son estipitados centralmente [2]. Forma del apotecio cupulada [3] o caliciforme [4] (*García* 2006; *Gamboa-Trujillo* 2019; *Zeng et al.* 01/13/2023) (Ilustración 7A-C).

Consistencia coriácea a membranosa. Color rosado a anaranjado. El color del apotecio va aclarándose conforme llega a la base (*García* 2006; *Gamboa-Trujillo* 2019).

Margen entero o ligeramente enrollado, con al menos 2 a 3 anillos de pelos blancos compuestos, e incluso hasta 5 (Ilustración 7B y D). Esos pelos miden hasta 2 mm en el borde, y luego entre 200 a 250 µm en las subsecuentes hileras (*Raymundo et al.* 11/25/2020). Estos pelos están hechos de hifas septadas de paredes gruesas (*Ekanayaka et al.* 2016), que proceden bien del excípulo ectal o del excípulo medular (*Iturriaga and Pfister* 01/2006).

Ilustración 7. La diversidad morfológica en *C. speciosa*. (A y B). Dos tipos de fenotipos en *Cookeina speciosa*, el de la izquierda (individuo MFLU 21-0160) de color rojizo y con anillos de pelos no muy notorios, y los otros de la derecha (individuo HKAS 121188) de tonalidad más anaranjada, y con anillos de pelos más grandes. (C) Apotecio seco (individuo HKAS 121188). Observa el radical cambio a un amarillo pálido. A esto se le llama higrófano. (D) Detalle de los anillos de pelos (individuo

[2] Significa que el ascocarpo está sostenido por un estípite o "tallo" ubicado en el centro.
[3] Cupulado: que tiene la forma de una copa o vaso de base redonda.
[4] Caliciforme: que la forma es la de un vaso de tipo cáliz.

HKAS 121182). (E) Detalle de la superficie del receptáculo (individuo MFLU 21-0160). (F) Detalle del estípite (individuo MFLU 21-0157).

Escalas: A) 2cm. B) 5 cm. C) 2 mm. D) 1 mm. E) 0'3 mm. F) 1 mm.

Imágenes obtenidas y modificadas de (*Zeng et al.* 01/13/2023).

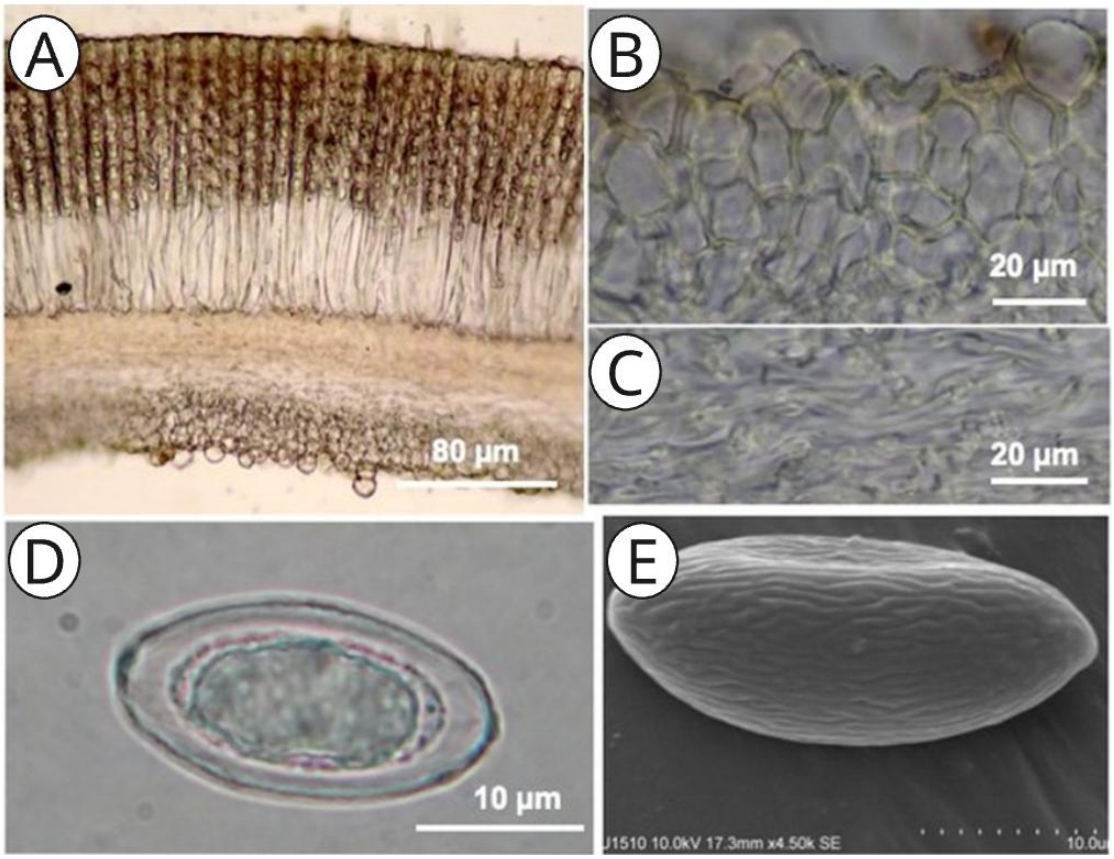


Ilustración 8. *Cookeina speciosa*. A) Corte longitudinal del apotecio. B) Células del excípulo ectal. C) Células del excípulo medular; D) ascospora. E) Ascospora vista en MEB. Image source: (*Ortega-López et al.* 03/06/2019).

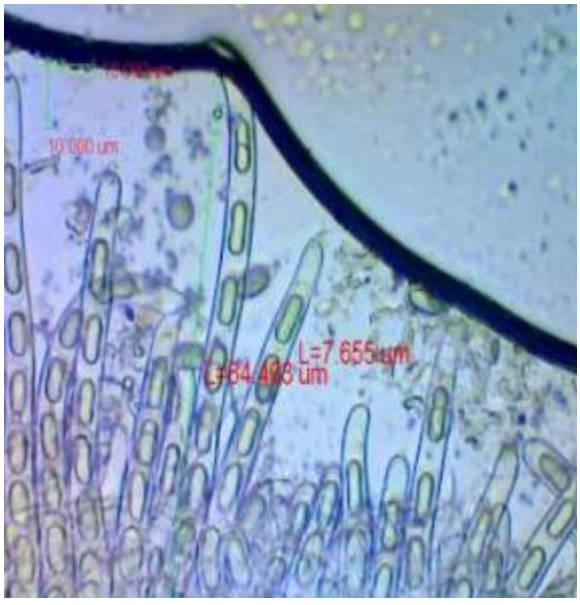


Ilustración 9. Ascos y ascoesporas de *Cookeina speciosa*. Image source: (*Díaz-Ayala* 2024).

La **estructura del ascocarpo** tipo apotecio en *C. speciosa* obedecería al esquema general **himenio-hipotecio-excípulo** (Ilustraciones 8A y 10). Sin embargo, en este hongo se habla de una capa, el **subhimenio**, inmediatamente debajo del himenio. Según ChatGPT, "subhimenio" es una parte del hipotecio, la más cercana al himenio. Pero en ninguna de las descripciones de *C. speciosa* se habla de "hipotecio", así que no sé si: el subhimenio es equivalente al hipotecio, o es que el hipotecio simplemente no se ha distinguido.

Se aplican otros términos, como "**himenóforo**" (la estructura o superficie donde se produce el himenio. Según ChatGPT, es un término morfológico para definir a la parte visible donde se ubica el himenio. A nivel histológico, estaría abarcando al propio himenio, al subhimenio que está inmediatamente debajo del himenio, y quizás al hipotecio, aunque este ya es más profundo y no tan visible); y "**receptáculo**", que, según ChatGPT, es el término que abarca a toda la parte estéril del ascocarpo. El himenio es la capa fértil, eso significa que "receptáculo" es simplemente el resto del ascocarpo. Esto también abarcaría al **estípite**. El receptáculo en *Cookeina speciosa* es cóncavo y blanquecino (*EKANAYAKA ET AL.* 2016).

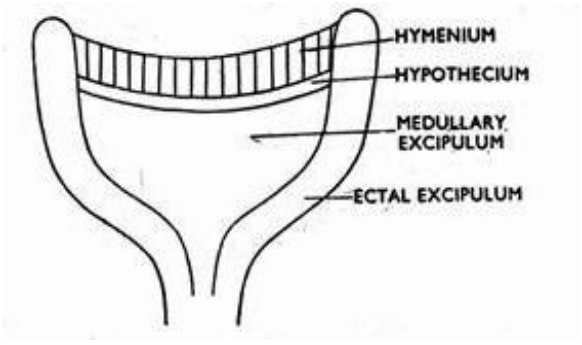


Ilustración 10. Estructura de un apotecio promedio. Image source: (*MEHAK*).

- **Himenio**: el himenio sigue el esquema general de los ascocarpos, y es la capa fértil compuesta de ascos (células que albergan las ascosporas) y paráfisis (estructuras de soporte) (Ilustraciones 8A y 9). Grosor: 280 a 340 µm. Subhialino [5].

  El himenio está contenido en el **himenóforo**, que es liso, glabro [6] y opaco. Coloraciones rosa, amarillo anaranjado, naranja oscuro, rojizo, chocolate pálido o marrón grisáceo. Estas tonalidades pueden mezclarse gradualmente (por ejemplo, rosa a rojizo, amarillento a marrón, etc.). Cuando se seca, se vuelve uniformemente concoloro [7], de amarillo pastel a amarillo parduzco. Es por eso que se dice que la superficie del himenio es altamente higrófana [8].

  - **Ascoesporas u ascosporas** ovoides a elipsoidales, subfusiformes [9] (menos fusiformes que las de *Cookeina tricholoma*), redondeadas en los extremos.

[5] Subhialino: que es casi transparente o traslúcido.

[6] Glabro: que es lampiño, libre de pelos o así. ¿No era más fácil dejarlo solo como "liso"?

[7] Concoloro: que tiene el mismo color o tonalidad, especialmente de alguna otra cosa que ya se ha descrito anteriormente

[8] Higrófano: dícese de un tejido en hongos que cambia de color cuando pierde agua.

[9] Fusiforme: que tiene forma de un huso o, mejor dicho, de un palo afilado en sus dos extremos, y ensanchado en el centro (como si fuera el músculo bíceps, que tiene forma fusiforme). "Subfusiforme" significa que se acerca a esta forma, pero de todos modos se asemeja también a una forma más ovalada.

Hialinas, mucilaginosas en cada polo (extremo), a veces con una apícula redondeada en uno o ambos extremos. Lisas cuando son inmaduras, inamiloideas [10], biguttuladas [11] en la madurez (cuando son inmaduras son multiguttuladas), de paredes gruesas. Cuando maduran, la superficie está ornamentada con crestas o estrías longitudinales, cianófobas [12] y anastomosadas [13] (Ilustraciones 8D y E, 12P-T, 13C y D). Esta superficie con estrías es, de hecho, una perispora [14]. **La huella que dejan las ascosporas es blanca**.

Dimensiones: 24 x 14 µm, aunque (*RAYMUNDO ET AL.* 11/25/2020) reporta unas dimensiones de 27'5 a 30 x 17 a 18 µm, siendo más pequeñas que las de *Cookeina colombiana* (35 a 37 x 14 a 17 µm), pero más grandes que las de *Cookeina tricholoma*. (*EKANAYAKA ET AL.* 2016), por su parte, reporta dimensiones de 22 a 33 x 10 a 16 µm.

- **Ascos** cilíndricos (Ilustraciones 9 y 13A), son los que albergan las ascosporas. Dimensiones: generalmente de 300 a 370 x 17 a 19 µm. Unitunicadas [15] y operculadas. En (*VAN VOOREN AND LOPEZ* 2002) se dice que los ascos son suboperculados [16], o lo que es lo mismo, "excéntricamente operculados". Ápices obtusos. Base hifoidea estrecha [17] (Ilustración 13A).

---

[10] Inamiloideo: que no tiene almidón en la célula o tejido. De tenerlo, sería amiloideo, y debería colorearse de azul al someterlo a una solución de yodo. Las células o tejidos fúngicos inamiloideos no se colorean de azul (*THE GREAT LAKES NEXUS* 2017b).

[11] Biguttulado: que tiene dos puntos o glóbulos similares a gotas de aceite en agua (*ECKEL* 2010a). "Multiguttulado" significa simplemente que hay muchos de esos puntos o glóbulos.

[12] Cianofóbico: en histología, dícese de una estructura que no se tinta de azul con algún tinte de ese color. Parece ser que el término hace más bien referencia a las paredes celulares en concreto, y se relaciona con "acianófilo" (*VIZZINI ET AL.* 03/15/2024) que, en micología, hace referencia a células cuyas paredes no absorben rápido el tinte Cotton Blue, según Wiktionary 2024.

[13] Anastomosado: dícese de estructuras tubulares o longitudinales que se conectan entre sí, como los vasos sanguíneos en los animales.

[14] Según varios autores, la pared celular de una ascospora está formada por dos paredes celulares: la epispora, que es la pared principal, y la perispora, que es una adicional más externa, y sería la "superficie" verdadera de la ascospora. La perispora frecuentemente no está desarrollada equitativamente, y puede formar otras estructuras, como apículas o incluso apéndices laterales (*BELLEMÈRE* 1994).

[15] En ascomicetos, los ascos se distinguen en unitunicados o bitunicados, así como operculados o inoperculados. Más detalles de estos conceptos en "Anexos → La reproducción en los ascomicetos → Ciclo teleomórfico o sexual en Pezizomycotina → Los tipos de ascos" pp. 131-133.

[16] "Suboperculado" es un término designado por Le Gal (1946, 1953) para describir opérculos gruesos, a veces colocados excéntricamente. Sin embargo, el concepto fue desacreditado por Eckblad (1968) y Samuelson (1975) al ver que los opérculos en ascos operculados eran muy diversos en la subdivisión Pezizomycotina, igual dispuestos excéntricamente (*PFISTER AND HEALY* 2021).

[17] "Base hifoidea" se refiere al tipo de conexión que une al asco con la hifa de donde deriva (más adelante veremos que las hifas que originan a los ascos son hifas dicarióticas). Básicamente, se refiere a que la "base" o "extremo final" del asco de *Cookeina speciosa* parece una hifa o una extensión hifal, en su caso estrecha.

Más adelante vamos a ver que *Cookeina speciosa* está conformado por 5 subclados. En el subclado 4 los ascos tienen dimensiones de 290 a 320 x 17 a 21 µm, y en el subclado 5, de 266 a 300 x 14 a 17 µm. Los ascos albergan 8 ascosporas (Ilustraciones 9, 12G y L-N, 13A).

- **Paráfisis** setoides [18], 2 a 4 µm de ancho, numerosas, filiformes [19], septadas (mayormente constreñidas en los septos) (Ilustraciones 12H e I y 13A), células multinucleadas, de ápices redondeados, que además están muy ramificados. Dichas ramificaciones pueden considerarse como un tejido propio, el **epitecio**, y están más o menos conectadas entre sí formando una retícula laxa [20] (se dice que son anastomosadas [21]).

- Hay **setas himeniales** [22] entre las paráfisis y los ascos. 4 a 8 µm de ancho. A veces oscuras, tortuosas, de paredes gruesas, que sobresalen del himenio unos 22 a 40 µm, máximo 45 µm. Tienen de uno a dos septos (Ilustraciones 12J y K).

Esta descripción del himenio se ha obtenido combinando la información disponible en: (*Van Vooren and Lopez* 2002; *García* 2006; *Iturriaga and Pfister* 01/2006; *Ekanayaka et al.* 2016; *Gamboa-Trujillo* 2019; *Raymundo et al.* 11/25/2020; *Zeng et al.* 01/13/2023).

Ilustración 11. El anime nunca falla (relativamente). Image source: (*can loo* 01/25/2025 Jan 25).

[18] Setoide: que tiene la forma de una seta.

[19] Filiforme: que es muy fino, pareciendo un hilo.

[20] Laxo: en términos de tejidos, que las células no se organizan muy compactamente o no crean una estructura densa, más bien la organización es débil o con las células o tejidos (en los hongos pueden ser las hifas) entretejidos dejando espacios entre ellos, sin ser compactos.

[21] Anastomosado: véase nota 13.

[22] Las setas son unas estructuras con forma de pelos rígidos, erectos y de paredes gruesas, muy enraizadas en la pared de los ascocarpos (el excípulo en el caso de los apotecios de *C. speciosa*). No es algo que exista en todas las especies de ascomicetos, así que es un carácter diagnóstico (*The Great Lakes Nexus* 2017b).

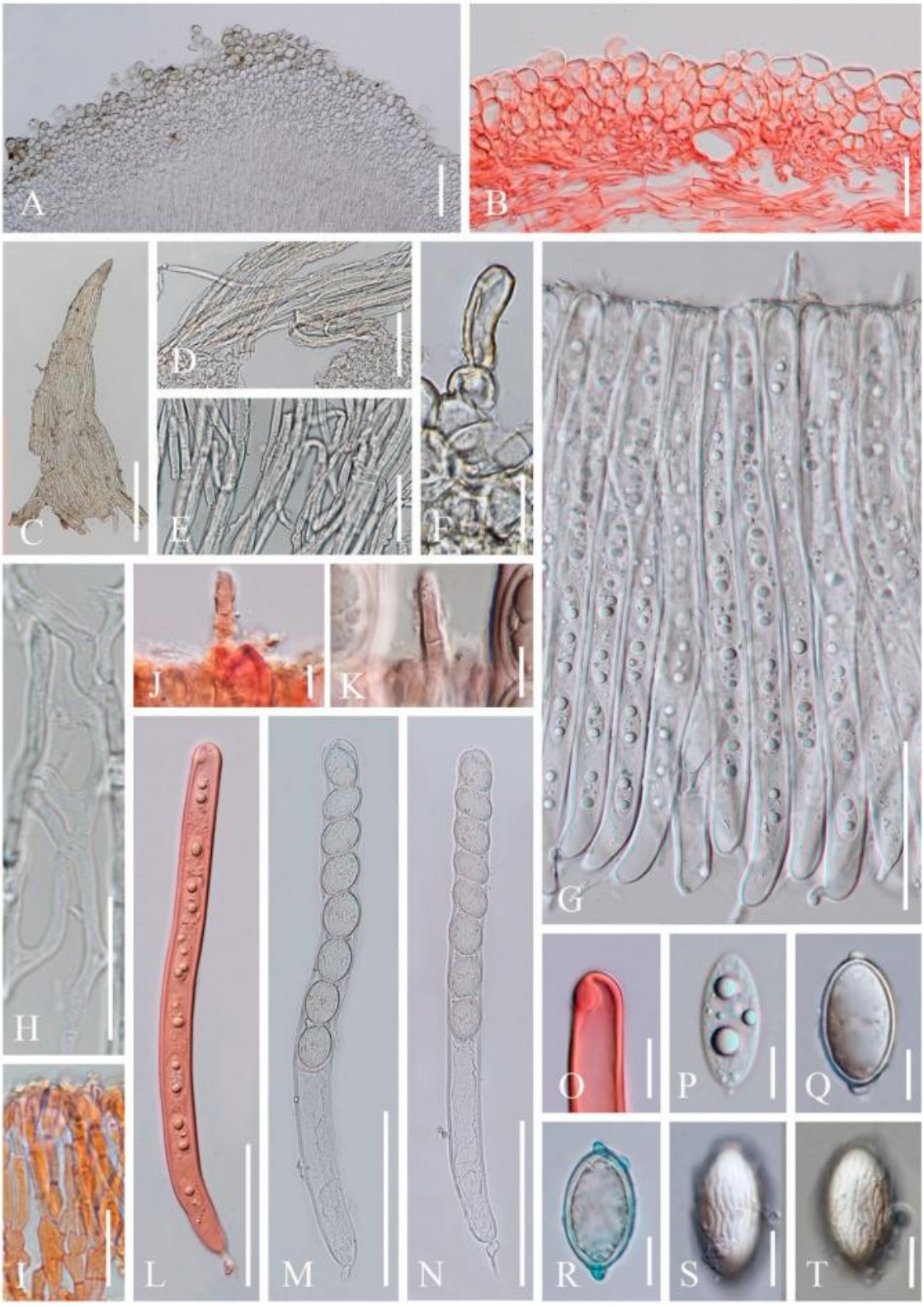


Ilustración 12. *Cookeina speciosa*. Individuo MFLU 21-0157. (A) Sección vertical del excípulo ectal del estípite. (B) Sección vertical del excípulo ectal del receptáculo. (C–E) Pelos compuestos de forma triangular. (F) Proceso monilioide. (G) Himenio de apotecio inmaduro, donde se aprecian los ascos y setas himeniales. (H) Paráfisis. (I) Ápices de paráfisis en CR [23]. (J y K) Setas himeniales en CR. (L) Asco inmaduro y ascosporas en CR de un apotecio inmaduro. Nota que en las ascosporas se notan

[23] CR: tinte Congo Rojo, usado en microscopía.

dos círculos grandes, que son glóbulos aceitosos, y otros más pequeños de ahí que se diga que las ascosporas son multiguttuladas. (M y N) Ascos y ascosporas de un apotecio maduro. (O) Ápice de un asco en CR. (P) Ascospora inmadura. (Q–T) Ascosporas maduras. [(R) Ascospora en CB [24]]. Barras de escala (A, D, G, N a L) = 100 µm; (B y F) = 50 µm. (C) = 200 µm; (E, H, I, O a T) = 20 µm. Image source: (*ZENG ET AL.* 01/13/2023).

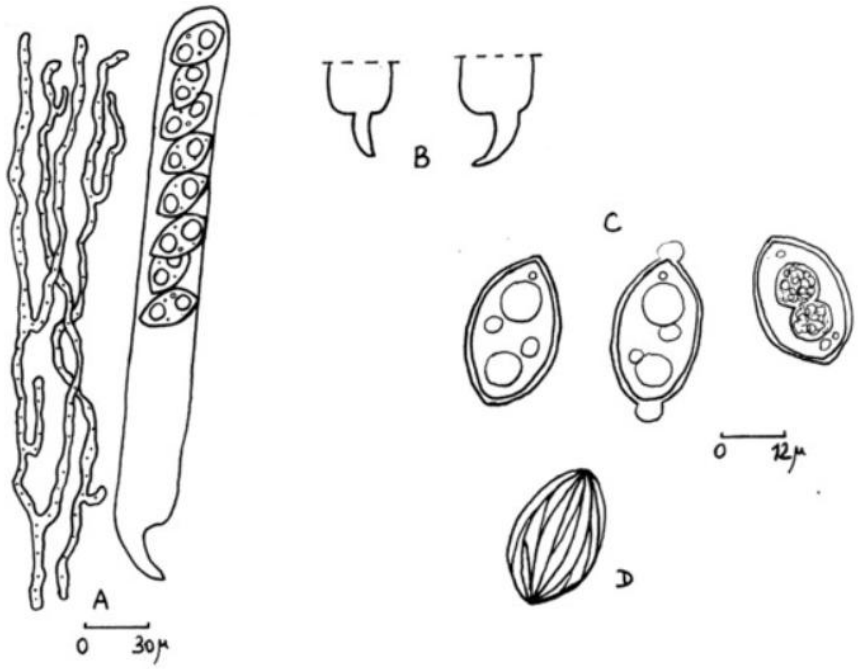


Ilustración 13. *Cookeina speciosa*. A) Paráfisis a la izquierda, y un asco a la derecha, conteniendo ascosporas. B) Diferentes tipos de ganchos en los ascos. C) Ascosporas inmaduras. Se observa que son multiguttuladas (tienen dos glóbulos lipídicos grandes, junto con otros más pequeños). D) Espora madura. Image source: (*VAN VOOREN AND LOPEZ* 2002).

- Subhimenio: 15 a 30 µm de grosor, hecho de células de textura intricata a porrecta [25]. Esta capa está gelatinizada en individuos inmaduros (*EKANAYAKA ET AL.* 2016).

- Excípulo: dos capas: medular (interno) y ectal (externo).
    - De acuerdo a (*ZENG ET AL.* 01/13/2023), el **excípulo ectal** tiene un grosor de 60 a 160 µm, hecho de células de textura hialina y globosa-angularis. Dimensiones de las células: 17 a 28 x 12 a 22 µm (Ilustraciones 8B y 12 A-B).

      El excípulo ectal también puede tener **procesos monilioides**, uni o bicelulares, células redondeadas y la terminal puede ser subclavia [26]. Estas células son las que dan a la superficie de apotecio una apariencia pruinosa [27] (Ilustración 12F). En el excípulo ectal también hay **haces de pelos compuestos** de hasta 800 µm (0'8 mm) de largo y hasta 260 µm de ancho en su base, constituidos por hifas septadas amarillentas de 5 a 8 µm de ancho, fusionadas en fascículos

[24] CB: tinción Cotton Blue, que es azulado.

[25] Véase las definiciones de "textura intricata" y "textura porrecta" en las notas 32 y 33.

[26] Subclavio: que se parece un poco a una forma de bate, o mejor dicho, de un cilindro cuyo extremo se ensancha (club-shaped).

[27] Pruinoso: que pareciera que está cubierto de fino polvo blanco.

triangulares (*ZENG ET AL.* 01/13/2023). Según (*EKANAYAKA ET AL.* 2016), el excípulo ectal está hecho a su vez de dos subcapas:

- El **excípulo ectal externo**, 28 a 80 µm de grosor, hecho de células de paredes gruesas, de coloración hialina a marrón claro, y de textura globosa [28] a angularis [29] o prismática [30], y que yacen perpendiculares a la superficie del receptáculo [31] (*EKANAYAKA ET AL.* 2016).

- El **excípulo ectal interno**, 30 a 300 µm de grosor, hecho de células de textura intricata [32]. Esta capa está gelatinizada solo en individuos jóvenes fértiles. Esa propiedad desaparece cuando se llega a la madurez (*EKANAYAKA ET AL.* 2016; *RAYMUNDO ET AL.* 11/25/2020).

- El **excípulo medular** está hecho de células de textura intricata o porrecta [33] (*EKANAYAKA ET AL.* 2016), además de hialina. Tiene de 60 a 250 µm de grosor. Las hifas que la componen miden de 2 a 6 µm de ancho (*ZENG ET AL.* 01/13/2023) (Ilustración 8C).

Estípite: 0'7 - 3'4 cm de largo (2'5 a 5 cm en Ecuador; 0'5 a 3 cm en Yumka' (México)). (*EKANAYAKA ET AL.* 2016) reporta dimensiones de 3 a 75 x 1 a 6 mm. Hasta 3 mm de ancho (Ilustración 7F). Central, delgado, hueco, cilíndrico a aplanado, consistencia semi cartilaginosa. Superficie lisa, color blanco a crema o amarillo rojizo, o bien concoloro o más pálido que la coloración del receptáculo. La superficie puede ser furfurácea [34] o tomentosa [35] [36] (*GARCÍA* 2006; *EKANAYAKA ET AL.* 2016; *GAMBOA-TRUJILLO* 2019).

El **excípulo ectal externo del estípite** mide de 50 a 140 µm de grosor, hecho de células hialinas a amarillentas, textura globosa-angularis. Dimensiones de las células: 18 a 27 x 13 a 24 µm. Existen algunas células globosas externas agrupadas laxa e irregularmente, formando una superficie de apariencia pruinosa (Ilustración 12A). En el caso del excípulo medular, la textura es intricata, hialina a subhialina, y las hifas miden de 3 a 7 µm de ancho (*ZENG ET AL.* 01/13/2023).

---

[28] Textura globosa: modo de organización hifal en ascomicetos, en donde las células son redondeadas y cortas, con espacios intracelulares entre ellas (Eckel 2010).

[29] Textura angularis: modo de organización hifal en ascomicetos, en donde las células son poliédricas, es decir, como si fueran polígonos de 4 a 6 o más lados, todas juntas sin espacios intracelulares (Eckel 2010).

[30] Textura prismática: modo de organización hifal en ascomicetos, en donde las células son rectangulares y organizadas en filas más o menos paralelas (*HENGSTMENGEL* 06/21/2020).

[31] Considerando la definición de receptáculo, podemos asumir que se refiere simplemente a la superficie externa del ascocarpo entero.

[32] Textura intricata: modo de organización hifal en ascomicetos, en donde las hifas son cilíndricas y ligeramente entrelazadas, hechas de células largas y delgadas (*HENGSTMENGEL* 06/21/2020).

[33] Textura porrecta: modo de organización hifal en ascomicetos, en donde las hifas son cilíndricas y hechas de células largas, así como en la textura intricata. La diferencia está en que estas hifas se disponen más o menos paralelamente, no entrelazadas como en la textura intricata (*HENGSTMENGEL* 06/21/2020). Más información de las texturas en "Anexos → La textura en hongos".

[34] Furfuráceo: que pareciera que tiene escamas o costras pequeñas.

[35] Tomentoso: que está cubierto de pelos, ~~*como la concha de tu prima*~~.

[36] La neta si me pasé un poco en la anterior línea XDDD.

1.7. Denominaciones vernaculares.

- Ecuador: Kichwas amazónicos: **Ringri ala** (hongos oreja); kichwa de las comunidades de Atacapi y Pumayacu (Napo): **Puka ala** (*Gamboa-Trujillo* 2019; *Vicente-Pérez* 09/11/2020; *Vicente-Pérez et al.* 06/03/2024); secoya: **Huati ji'so tëti** (*[Varios autores]* 2005).
- Colombia: Uitoto: **olla de madremonte** (*ColFungi* 2021).
- Indonesia: en general, a *C. speciosa* y otras especies de *Cookeina* se las denomina como **Kulat Mangkok** (hongos cuenco) (*Purwayantie et al.* 2022).

1.8. Aspectos etnomicológicos.

En Ecuador, los kichwas amazónicos observaron que los grillos se alimentaban de este hongo (**zoocomestible**), y también es **comestible para el ser humano**. Adicionalmente tiene valor **mitológico** y **lúdico** para algunos niños kichwa, así como para los secoya, quienes dicen que su ascocarpo tiene la forma del "plato del diablo" (*[Varios autores]* 2005).

Para las comunidades de Atacapi y Pumayacu, tiene poca importancia económica y cultural por la baja productividad de setas (cuerpo fructífero), junto con *Lentinus crinitus* y *Panus strigellus*, siendo solo mencionada por gente mayor a 40 años y prácticamente desconocida por los jóvenes (*Vicente-Pérez* 09/11/2020; *Vicente-Pérez et al.* 06/03/2024).

En las comunidades kichwa de Arajuno igualmente tiene bajo valor cultural, pero se reporta uso **medicinal** (*Vicente-Pérez and Peñuela* 2021).

Ilustración 14. Grupo de *Cookeina speciosa*. Image source: (*JBC* 12/14/2024 Dec 14).

En Colombia, es usado por los Uitoto. En el departamento del Chocó, se la propone como una especie **indicadora de baja perturbación ecológica** (*ColFungi* 2021).

En Guyana, los Patamona consumen el cuerpo fructífero de *Cookeina speciosa* (ascoma o ascocarpo) (**comestible**).

En la República Democrática del Congo, en la provincia de Tshopo, se usa a *Cookeina speciosa* para el tratamiento de la otitis, así como *Pycnoporus sanguineus* (uso **medicinal**). También el ascocarpo de *Cookeina speciosa* es usado por los niños, simplemente los colectan (arrancan) y lo lanzan unos a otros por simple diversión (uso **recreacional**) (*Milenge Kamalebo et al.* 12/12/2018).

1.9. Cultura popular.

En la Novela "Falling for the Enemy: A Sweet Enemies to Lovers Romance" de London Lovett, se menciona a *Cookeina speciosa*. La novela parece ir de alguna científica que va a Costa Rica a hacer un estudio y conoce a un tal Jack y bueno… total, que al hongo lo mencionan en este pasaje:

> "Pam se había retirado a su catre, y los demás continuamos con nuestra investigación. Pero parecía que el mal comienzo de la mañana no era más que el principio de toda un día de mala suerte (…).
>
> Arranqué una *Cookeina speciosa*, más poéticamente conocida como hongo champán rosado, otro hongo comestible, de la tierra arcillosa y la metí en mi cesta.
>
> Evan se acercó corriendo con un enorme níscalo índigo (…). Jack y Milo se habían ido a buscar guayaba, rambután o caimitos, algo más que el plátano y el coco secos que teníamos en la tienda comedor. Esperábamos que un poco de fruta fresca ayudara a convencer a Pam de que las cosas no estaban tan mal después de todo".

Fragmento de "Falling for the Enemy: A Sweet Enemies to Lovers Romance". Traducido y modificado del inglés (*LOVETT* 04/07/2025).

1.10. Particularidades científicas.

Bioquímica. Este hongo tiene dos tipos de glucanos, un β-D-glucano con enlaces (1 → 3) y (1 → 6); y otro β-D-glucano solo con enlaces (1→3). Este último se fermenta más rápido intestinalmente, pero eso no quita que ambos favorezcan el crecimiento de bacterias intestinales productoras de butirato, implicadas en la salud intestinal: *Bacteroides uniformis* y *Clostridium* del grupo XIVa, como *Anaerostipes* y *Roseburia* (*CANTU-JUNGLES ET AL.* 03/2018).

Ecología de isótopos estables. Como ya te habrás dado cuenta, *Cookeina speciosa* pertenece al grupo de los hongos saprotróficos. En términos de isótopos estables, los **hongos saprotróficos tienen proporciones de isótopos estables de ^{15}N ($\delta^{15}N$) más bajo, y de ^{13}C ($\delta^{13}N$) más alto**.

Quizás sepas que las moléculas, eso incluye a las biomoléculas, estén hechas de átomos. También te han de sonar los isótopos, variantes de un mismo elemento que tienen la misma cantidad de protones, pero diferente cantidad de neutrones (diferente "peso").

Los isótopos con una menor cantidad de neutrones permiten que los enlaces entre esos átomos puedan vibrar más, con más oportunidad a que se rompan. Si los isótopos son más pesados (más neutrones), la capacidad de vibración baja, y con ello, la facilidad de romper los enlaces entre estos isótopos pesados. A esto se le llama **Efecto Isotópico Cinético**.

Pues bien, en la naturaleza los dos isótopos de nitrógeno estables más comunes son el ^{14}N (99'636%) y el ^{15}N (0'364%) (*LERMAN AND CLAUER* 2007). Esas proporciones ya estaban "por defecto" en la Tierra desde la creación del sistema solar, como sucede con la mayoría de isótopos de los demás elementos.

Ya te imaginarás que los enlaces con ^{14}N son más fáciles de romper que los de ^{15}N. Esto en los procesos biológicos es atractivo: muchos (por no decir todos) dependen de simplemente romper enlaces de biomoléculas para permitir procesos metabólicos y transformar materia orgánica.

Lo mismo pasa con el carbono: ^{12}C (98'9%) y ^{13}C (1'1%), los enlaces con ^{12}C son más fáciles de romper. Las biomoléculas en la naturaleza contienen diferentes proporciones de estos isótopos de carbono y nitrógeno. Una biomolécula puede tener muchos átomos de carbono en su variante ^{12}C, y unos pocos que sean ^{13}C. También ocurre lo mismo con el nitrógeno.

Ilustración 15. (*ZZB* 05/10/2022 May 10).

La vida aprovecha los caminos más simples. En lo que respecta al carbono, las plantas pueden metabolizar más rápidamente los enlaces con ^{12}C, mientras que los enlaces con ^{13}C se procesan más despacio. Los procesos en donde se involucran los enlaces con C en cualquiera de esos dos isótopos son… pues prácticamente todo: respiración, metabolismo celular, creación de tejidos, apoptosis, reproducción, respiración…

El caso es que, **cuando la planta muere, casi todo el ^{12}C se ha procesado más rápido que el ^{13}C, y ya ha "escapado" al exterior** (a otros seres vivos, descomponedores primarios o los mismos herbívoros que coman a la planta en vida, que expulsarán CO_2 cuyo carbono tendrá ese isótopo ^{12}C). Esto hace que el ^{13}C se vaya "acumulando" (*YAKIR* 2011) por ser más difícil de procesar sus enlaces, "lo dejan para el último". Por eso, el ^{13}C es relativamente abundante en la materia muerta de las plantas.

La tarea de tener que aprovechar ese ^{13}C de la materia muerta (pero que lleva muerta un cierto tiempo), **la tendrán los organismos descomponedores** "tardíos", y que ejercerán su ciclo de vida alrededor de esa materia muerta. Organismos **como los hongos saprotróficos**. Estos deben aprovechar el ^{13}C de la materia orgánica muerta, aunque sus enlaces sean más difíciles de romper y transformar, usarla para crear biomoléculas útiles para ellos (polisacáridos, proteínas, etc.).

¿Por qué no ^{12}C? Pues porque este ya ha sido usado por la planta y otros organismos que dependen de la planta en vida. **Por eso, los hongos saprotróficos tienen más cantidad de ^{13}C**.

Eso es importante, con los niveles de isótopos es que un ecólogo puede predecir el modo de vida de un organismo. Viendo un hongo cuya proporción de carbono es alta para el ^{13}C de lo normal, ya sabrá que seguramente es saprotrófico, por la lógica que expliqué antes. Es interesante cómo la Química se va integrando con la Ecología, ¿eh?

Ilustración 16. (*PANP* 12/01/2019 Dec 1).

Vayamos al nitrógeno. Los hongos saprotróficos tienen niveles bajos de ^{15}N. ¿Por qué? Relativamente simple: se teoriza que el ^{15}N es más abundante en el suelo (*JONES AND DALAL* 01/2017). Muchos procesos prefieren el ^{14}N porque los enlaces con este isótopo de N son más débiles y fáciles de romper (procesar). Por ejemplo, la desnitrificación en la que el N en el suelo (en forma de nitrato) se convierte en N atmosférico, las bacterias prefieren usar el ^{14}N, escapándose así del suelo, por lo que la proporción de ^{15}N aumenta (*WANG ET AL.* 09/2022).

Lo mismo pasa con las plantas. Estas directamente prefieren aprovechar el ^{14}N para sus procesos biológicos, lo que resulta en la discriminación hacia el ^{15}N que se sigue quedando en el suelo. La planta claro que absorberá ^{15}N, pero será menor a la que se encuentra en el suelo.

Cuando la planta muere, su ^{14}N es igualmente transferido a otras formas de vida que descompondrán a la planta. Técnicamente la planta debería quedar rica en ^{15}N, pero como no es un isótopo que la planta haya acumulado en vida, los niveles ya son bajos. **Los hongos saprotróficos que lleguen para consumir la materia muerta, ya están ante niveles bajos de ^{15}N porque la planta lo discriminaba en vida**.

¿Por qué esto es relevante? Porque contrasta con el modo de aprovechamiento de N de los hongos micorrízicos. **Los hongos micorrízicos tienen más proporción de ^{15}N que los hongos saprotróficos**.

Ilustración 17. (*FZTT* 08/16/2024 Aug 16).

En teoría, tiene sentido: viven en asociación con las plantas, en donde ellas les brindan prácticamente casi toda la fuente de carbono en forma de azúcares y otros nutrientes para las micorrizas… carbono que, como te esperarás, es rico en ^{12}C por la propia preferencia de la planta de usarlo para la producción de biomoléculas y ejecución de vías metabólicas. **Por eso los hongos micorrízicos son bajos en ^{13}C**.

"A cambio" de esta bondad de la planta, el hongo micorrízico debe aportarle algo igual de valioso a la planta. Y ese algo es el nitrógeno. Por supuesto, **^{14}N**, que es lo que las plantas prefieren.

Así, **los hongos micorrízicos transfieren en mayor medida ^{14}N del suelo a la planta**, que, si ya de por sí tenía baja proporción de ^{15}N, tendrá menos por esta ayuda del hongo micorrízico… **El hongo micorrízico entonces se queda con el ^{15}N del suelo. Por eso**, **los hongos micorrízicos tienen mayores niveles de ^{15}N**.

… Sí, un poco descarado. Pero supongo que es un precio justo si es que la planta literalmente te está dando en bandeja nutrientes con ^{12}C ya procesado, listo para usar y metabolizar.

De este modo es como se pueden predecir modos de vida de hongos conociendo los isótopos: ¿$\delta^{15}N$ alto y $\delta^{13}C$ bajo? Es un hongo micorrízico: transfiere el ^{14}N a la planta así que se queda con el ^{15}N del suelo, y recibe el ^{12}C procesado de la planta directamente, lo que disminuye su proporción de ^{13}C.

¿$\delta^{15}N$ bajo y $\delta^{13}C$ alto? Es un hongo saprotrófico: porque como las plantas discriminaban ^{15}N en vida, cuando mueren los niveles de este isótopo con bajos, y los hongos saprotróficos entonces absorberán poco ^{15}N. Algo similar ocurre con el carbono, se discrimina el ^{13}C a favor del ^{12}C (*DIJKSTRA ET AL.* 11/2006). Pero el ^{13}C es de algún modo más abundante que el ^{15}N, por eso se nota más su acumulación en la materia muerta cuando la planta muere.

Cuanto más tiempo pase, los organismos descomponedores consumirán primero el ^{12}C presente en la planta muerte, hasta que las proporciones de ^{13}C sean mayores y deban aprovechar ese isótopo… lo que hace que el hongo saprotrófico tenga más cantidad de ^{13}C al estar constantemente viviendo en la materia muerte.

Dada esa megaexplicación, ahora sí puedo decir esto: en el estudio de (*HASSELQUIST ET AL.* 08/06/2011), se analizaron los valores de ^{15}N y ^{13}C en ***Cookeina speciosa*** como parte del estudio. Resulta que tiene **$\delta^{15}N(‰) = 0'65$, y $\delta^{13}C(‰) = -23'00$**. No te alarmes: los valores de $\delta^{15}N$ suelen ser positivos (a mayor valor, significa más proporción de ^{15}N), y los valores de $\delta^{13}C$ suelen ser negativos (cuanto mayor el valor negativo, más proporción de ^{13}C).

En el trabajo de (*HASSELQUIST ET AL.* 08/06/2011), se obtuvieron valores de varios hongos. A continuación, pondré algunos para comparar con *C. speciosa*:

Tabla 1. Selección de algunas especies evaluadas en (*HASSELQUIST ET AL.* 08/06/2011), con sus valores de ^{15}N y ^{13}C.

Hongo	$\delta^{15}N(‰)$	$\delta^{13}C(‰)$
MICORRÍZICOS		
Boletus sp. 1	9'66	-26'22
Boletus sp. 2	6'41	-26'43
Boletus sp. 3	7'61	-26'27
Boletus sp. 4	9'60	-25'97
DESCOMPONEDORES (SAPRÓTROFOS) DE LA MADERA		
Cookeina speciosa	0'65	-23'00
Cyathus colensoi	0'54	-23'01
Marasmiellus cubensis	1'13	-23'23
Trametes villosa	2'24	-22'56
DESCOMPONEDORES (SAPRÓTROFOS) DE LA HOJARASCA		
Agaricus sp. 1	2'25	-23'88
Coprinus sp. 3	1'94	-23'39
Marasmius haematocephalus	0'08	-23'77

Nota cómo se cumple lo explicado: hongos saprotróficos como *Cookeina speciosa* tienen valores más bajos de ^{15}N y más cantidad de ^{13}C. En cambio, los hongos micorrízicos tienen más cantidad de ^{15}N y menos proporción de ^{13}C… por las razones explicadas anteriormente. Así es como podemos asegurar que *C. speciosa* es, efectivamente, un saprótrofo que aprovecha la materia muerta de madera y otros vegetales en descomposición.

Ilustración 18. (*TOKKYU* 04/03/2025 Apr 3).

Filogenética y Evolución. En el trabajo de (*ZENG ET AL.* 01/13/2023) se hizo un estudio filogenético en donde se incluyó también algunos ejemplares de *C. speciosa*. Uno de los árboles filogenéticos obtenidos fue el que se indica en la Ilustración 20, en donde *C. speciosa* aparece como un complejo de 5 subclados, al menos con los individuos que evaluaron en el estudio (¡considera revisar el artículo!). En el subclado 4 incluye directamente a *Cookeina garethjonesii* individuos HKAS90513 y HKAS90509 como parientes de algunos individuos de *C. speciosa*. En el subclado 5, ocurre lo mismo con *Cookeina sulcipes* individuo MFLU 15-2358.

Tomando en cuenta a toda la especie, está cercanamente emparentada con estas especies de *Cookeina*: *C. cremeirosea*, *C. indica*, *C. insititia, C. korfii, C. sinensis* y *C. tricholoma*. Entre estas especies se pueden establecer otros dos clados: el clado *Cookeina* TKS *tricholoma-korfii-sinensis* (en donde *C. korfii* y *C. sinensis* están emparentados, y separados de *C. tricholoma*); y el clado *Cookeina* ICI *insititia-cremeirosea-indica* (en donde *C. cremeirosea* y *C. indica* están emparentados, y separados de *C. insititia*).

Podemos establecer un taxón mayor, el superclado *Cookeina* TKS-ICI, que abarcaría a esas especies. Este superclado *Cookeina* TKS-ICI está emparentada con todo el complejo *Cookeina speciosa* (que abarcaría a los 5 subclados). El conjunto complejo *C. speciosa*-superclado *Cookeina* TKS-ICI se relaciona con *Cookeina venezuelae* y *Cookeina colensoi* (*ZENG ET AL.* 01/13/2023).

Ahora bien, el sustento de esos subclados sería principalmente filogenético. En el trabajo de (*ZENG ET AL.* 01/13/2023) se analizaron secuencias ITS de varios individuos de *C. speciosa* y de otras especies y géneros afines (Tabla 2). Estas ITS (Internal Transcribed Spacer, Espaciadores Transcritos Internos) son secuencias de ADN no codificante (no son genes, no codifican ni proteínas ni nada).

Por eso mismo, son zonas "poco importantes" porque no codifican nada, entonces están más sujetas a mutaciones en el tiempo. Los genes en las especies tienden a cambiar menos para asegurar que sigan funcionando bien sin extinguir una población entera por defectos.

Las secuencias ITS por su parte, cambian más rápido que los genes. Eso es lo que las hace un buen objeto de estudio evolutivo. Si un grupo de especies tiene secuencias ITS parecidas entre sí, es un indicativo de que esas especies están emparentadas, que no han cambiado mucho entre ellas.

… Significa entonces que su ancestro común es cercano en el tiempo.

Si se comparan contra alguna otra especie con secuencias ITS muy diferentes, indicaría más lejanía filogenética: no están tan emparentadas. Alias, su ancestro común es más lejano. ¿Por qué? Porque a más diferencia, significa que hay más mutaciones que se han acumulado en el tiempo… a más tiempo, más mutaciones…

Ilustración 19. (*B L O O M* 09/19/2025 Sep 19).

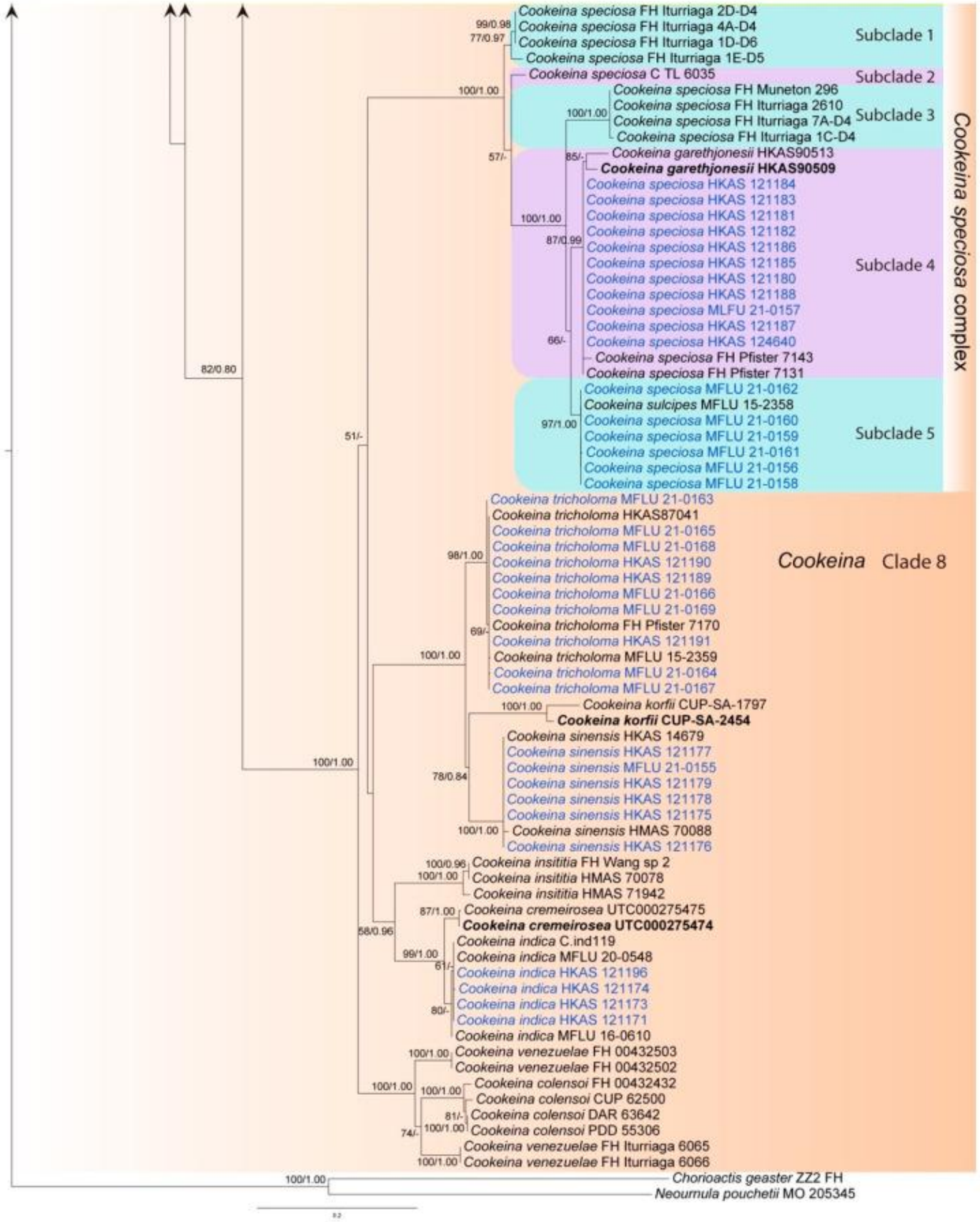


Ilustración 20. Árbol filogenético con método de máxima verosimilitud aplicado a las secuencias ITS de las especies que aparecen aquí, bajo el modelo GTR +G +I. Image source: (*ZENG ET AL.* 01/13/2023).

Tabla 2. Datos sobre origen geográfico, espécimen y números GenBank de las secuencias ITS de las especies de *Cookeina* evaluadas en (ZENG ET AL. 01/13/2023). En base a estos datos se construyó el árbol filogenético mostrado en la Ilustración 20.

Especies	Origen geográfico	Espécimen	Número GenBank
Cookeina colensoi	México	CUP 62500	AF394040
Cookeina colensoi	Australia	DAR 63642	AF394038
Cookeina colensoi	India	FH 00432432	AF394532
Cookeina colensoi	Nueva Zelanda	PDD 55306	AF394037
Cookeina cremeirosea	Samoa Americana	UTC000275474	KU306964
Cookeina cremeirosea	Samoa Americana	UTC000275475	KU306963
Cookeina garethjonesii	China	HKAS90509	KY094617
Cookeina garethjonesii	China	HKAS90513	KY094622
Cookeina indica	China	C.ind119	AF394029
Cookeina indica	China	MFLU 16-0610	KY094621
Cookeina indica	Tailandia	MFLU 20-0548	MT941004
Cookeina indica	China	HKAS 121171	OK170053
Cookeina indica	China	HKAS 121172	OK170054
Cookeina indica	China	HKAS 121173	OK170055
Cookeina indica	China	HKAS 121174	OK170058
Cookeina insititia	China	FH Wang sp 2	AF394033
Cookeina insititia	China	HMAS 70078	AF394030
Cookeina insititia	China	HMAS 71942	AF394031
Cookeina korfii	Filipinas	CUP-SA-1797	KT893782
Cookeina korfii	Filipinas	CUP-SA-2454	KT893781
Cookeina sinensis	China	HKAS 14679	AF394028
Cookeina sinensis	China	HMAS 70088	AF394027
Cookeina sinensis	China	HKAS 121175	OK170056
Cookeina sinensis	China	HKAS 121176	OK170057
Cookeina sinensis	China	HKAS 121177	OK170059
Cookeina sinensis	China	HKAS 121178	OK170060
Cookeina sinensis	China	HKAS 121179	OK170067
Cookeina sinensis	Tailandia	MFLU 21-0155	OK413269
Cookeina speciosa	Malasia	C TL 6035	AF394018
Cookeina speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 1C-D4	AF394011
Cookeina speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 1D-D6	AF394016
Cookeina speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 1E-D5	AF394003
Cookeina speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 2610	AF394005
Cookeina speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 2D-D4	AF394017
Cookeina speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 4A-D4	AF394014
Cookeina speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 7A-D4	AF394006
Cookeina speciosa	Colombia	FH Muneton 296	AF394013
Cookeina speciosa	Tailandia	FH Pfister 7131	AF394009
Cookeina speciosa	Tailandia	FH Pfister 7143	AF394010
Cookeina speciosa	Tailandia	MFLU 21-0156	OK413270
Cookeina speciosa	Tailandia	MFLU 21-0157	OK413271
Cookeina speciosa	Tailandia	MFLU 21-0158	OK413272

Cookeina speciosa	Tailandia	MFLU 21-0159	OK413273
Cookeina speciosa	Tailandia	MFLU 21-0160	OK413274
Cookeina speciosa	Tailandia	MFLU 21-0161	OK413275
Cookeina speciosa	Tailandia	MFLU 21-0162	OK413276
Cookeina speciosa	China	HKAS 121180	OK170044
Cookeina speciosa	China	HKAS 121181	OK170045
Cookeina speciosa	China	HKAS 121182	OK170047
Cookeina speciosa	China	HKAS 121183	OK170048
Cookeina speciosa	China	HKAS 121184	OK170049
Cookeina speciosa	China	HKAS 121185	OK170050
Cookeina speciosa	China	HKAS 121186	OK170064
Cookeina speciosa	China	HKAS 121187	OK170065
Cookeina speciosa	China	HKAS 121188	OK170066
Cookeina speciosa	China	HKAS 124640	OP364889
Cookeina sulcipes	Tailandia	MFLU 15-2358	KY094620
Cookeina tricholoma	Tailandia	FH Pfister 7170	AF394020
Cookeina tricholoma	China	HKAS87041	KY094619
Cookeina tricholoma	Tailandia	MFLU 15-2359	KY094618
Cookeina tricholoma	Tailandia	MFLU 21-0165	OK413279
Cookeina tricholoma	Tailandia	MFLU 21-0166	OK413280
Cookeina tricholoma	Tailandia	MFLU 21-0167	OK413281
Cookeina tricholoma	Tailandia	MFLU 21-0168	OK413282
Cookeina tricholoma	Tailandia	MFLU 21-0169	OK413283
Cookeina tricholoma	Tailandia	MFLU 21-0163	OK413277
Cookeina tricholoma	Tailandia	MFLU 21-0164	OK413278
Cookeina tricholoma	China	HKAS 121189	OK170043
Cookeina tricholoma	China	HKAS 121190	OK170046
Cookeina tricholoma	China	HKAS 121191	OK170061
Cookeina venezuelae	Puerto Rico	FH00432502	AF394041
Cookeina venezuelae	Venezuela	FH Iturriaga 6065	AF394044
Cookeina venezuelae	Venezuela	FH Iturriaga 6066	AF394043
Cookeina venezuelae	Guadalupe	FH00432503	AF394042

El árbol donde aparecen las relaciones (Ilustración 20) fue construido bajo el método de máxima verosimilitud (el árbol con mayor probabilidad de organizar las especies, tal que si las especies hubieran evolucionado como dictamina dicho árbol, y se hubieran analizado de nuevo sus secuencias ITS, hubieran resultado iguales a como se sabía que eran previamente), con el modelo GTR +G + I (un modelo matemático que asume que cada nucleótido en el ADN tiene su propia probabilidad de cambio o sustitución (mutaciones), tal que esos cambios no ocurren todos al mismo ritmo (+G, distribución gamma), y que algunos incluso no podrían cambiar en absoluto (+I, sitios invariantes) [37].

[37] Sí, soy consciente de que esta y las siguientes explicaciones de métodos filogenéticos y relacionados no son ni las más exactas, ni las más adecuadas, ni las más fieles a los fundamentos y bases originales y estadísticos que suelen decirse en muchas partes. Son más bien explicaciones que tratan de simplificar a un lenguaje fácil de imaginar e interpretar para el público menos experimentado con estas cosas.

El sustento de los clados de *Cookeina* y de los subclados en el complejo *C. speciosa* es, como ves, puramente filogenético. Pero yéndonos al aspecto fenotípico (los diferentes morfotipos), no parecen haber diferencias bien distribuidas.

Es inquietante que los ejemplares de *C. speciosa* tengan tantas variaciones en el color. Y a pesar de que, filogenéticamente, (*ZENG ET AL.* 01/13/2023) hayan obtenido 5 subclados de *C. speciosa*, no hay algo visible que los distinga. No se puede decir "el subclado 1 tiene esta coloración distintiva o forma distintiva con respecto a los otros". Por eso su sustento es solo filogenético, no fenotípico.

Un estudio anterior, el de (*WEINSTEIN ET AL.* 07/31/2002), sí había encontrado dos clados sustentados filogenéticamente por las secuencias ITS (Tabla 3). Hay que tener en cuenta sin embargo que en ese estudio usaron menos individuos de *C. especiosa* con menos especies emparentadas que en el trabajo de (*ZENG ET AL.* 01/13/2023). Y ya sabes… a menos tamaño de muestra, menos confiabilidad en los resultados.

Tabla 3. Especímenes y especies a las que corresponden usadas en el estudio de (*WEINSTEIN ET AL.* 07/31/2002). Literalmente es la misma tabla que aparece en el artículo, aunque con más color :v. El número GenBank corresponde a las secuencias ITS.

Especies	Origen geográfico	Espécimen	Color	Código	Número GenBank
C. colensoi	India	FH, PAN 18557	No registrado	118	AF394532
C. colensoi	México	CUP 62500	No registrado	60	AF394040
C. colensoi	Nueva Zelanda	PDD 68535	No registrado	112	AF394034
C. colensoi	Nueva Zelanda	PDD 66040	No registrado	113	AF394035
C. colensoi	Nueva Zelanda	PDD 68628	No registrado	114	AF394036
C. colensoi	Nueva Zelanda	PDD 55306	No registrado	115	AF394037
C. colensoi	Australia	DAR 63642	Naranja	116	AF394038
C. colensoi	Australia	DAR 63646	Naranja-azafrán	117	AF394039
C. colensoi	Guizhou, China	HMAS 59537	No registrado	121	AF394532
C. indica	Yunnan, China	HMAS	No registrado	119	AF394531
C. insititia	Yunnan, China	HMAS 70078	No registrado	123	AF394030
C. insititia	Guizhou, China	HMAS 71942	No registrado	124	AF394031
C. insititia	Yunnan, China	FH Wang sp 1	No registrado	125	AF394032
C. insititia	Yunnan, China	FH Wang sp 2	No registrado	126	AF394035
C. sinensis	Yunnan, China	HKAS 14679	No registrado	111	AF394028
C. sinensis	Yunnan, China	HMAS 70088	No registrado	48	AF394027
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 10E-D5	Marrón claro	22	AF394015
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 2610	Amarillo pálido	25	AF394005
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 7A-D4	Coral claro	27	AF394006
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga D2-5A	Coral	28	AF394007
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga D2-4A	Coral	29	AF394012
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga ID-D6	Malva	30	AF394016
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 2D-D4	Malva	31	AF394017
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 4D-D4	Malva	32	AF394004
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga D2-2A	Naranja	33	AF394008
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 1C-D4	Naranja	34	AF394011

C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga 4A-D4	Coral profundo	36	AF394014
C. speciosa	Venezuela	FH Iturriaga IE-D5	Coral profundo	37	AF394003
C. speciosa	Tailandia	FH Pfister 7131	No registrado	7131	AF394009
C. speciosa	Tailandia	FH Pfister 7143	No registrado	7143	AF394010
C. speciosa	Borneo, Malasia	C TL 6035	No registrado	6035	AF394018
C. speciosa	Colombia	FH Muneton 296	Blanco	110	AF394013
C. tricholoma	Yunnan, China	HMAS 23238	No registrado	120	AF394025
C. tricholoma	Yunnan, China	HMAS	No registrado	122	AF394026
C. tricholoma	Venezuela	FH Iturriaga ID-D5	Naranja	38	AF394021
C. tricholoma	Venezuela	FH Iturriaga 1B-D5	Naranja	39	AF394022
C. tricholoma	Venezuela	FH Iturriaga 2705	No registrado	40	AF394023
C. tricholoma	Puerto Rico	FH Pfister 38	No registrado	15	AF394024
C. tricholoma	Tailandia	FH Pfister 7170	No registrado	7170	AF394020
C. tricholoma	Borneo, Malasia	C TL 6101	No registrado	6101	AF394019
C. venezuelae	Guadalupe	FH Pfister 1161	No registrado	19	AF394042
C. venezuelae	Puerto Rico	FH Cantrell 3381	No registrado	20	AF394041
C. venezuelae	Venezuela	FH Iturriaga 6066	Salmón	42	AF394043
C. venezuelae	Venezuela	FH Iturriaga 6065	Salmón	43	AF394044
M. floccosum	México	FH K. Griffith	No registrado	45	AF394045
M. floccosum	México	FH K. Griffith	No registrado	46	AF394046

La técnica también fue distinta: generaron 15000 árboles bajo el método de máxima parsimonia: árboles en donde las especies se organizan con el menor número de cambios posibles, es decir, las especies se organizan acorde a la similitud en sus secuencias, sin tener que entrar en explicaciones rebuscadas (homoplasias: por ejemplo, similitudes en ciertos nucleótidos entre clados alejados entre sí. Si están alejados, ¿por qué compartirían un mismo pedazo de secuencia?).

… Y luego obtuvieron un árbol por consenso estricto (Ilustración 22) (de esos 15000 árboles, obtuvieron un único árbol que mantenía solamente los clados definidos monofiléticamente (esto es, exactamente aquellos pares de ramas (clados) que compartan una conexión o "ancestro común") en el 100% de esos árboles, y los demás clados cuyas ramas variaban en el modo que se conectaban, simplemente se representan como politomías (muchas ramas que derivan de una misma conexión o "ancestro común"… que significa que no hay una solución monofilética para todas las ramas).

Ilustración 21. (*MASADAORA* 08/17/2025 Aug 17).

… Y con un enfoque de ignorar gaps (*missing data*: al alinear las secuencias ITS, inevitablemente habrá algunos nucleótidos que no coincidan con los que están en los otros, creando "espacios en blanco" o gaps. Entonces, en el enfoque de "missing data", se asume que estos espacios en blanco no aportan información filogenética relevante, y se ignoran).

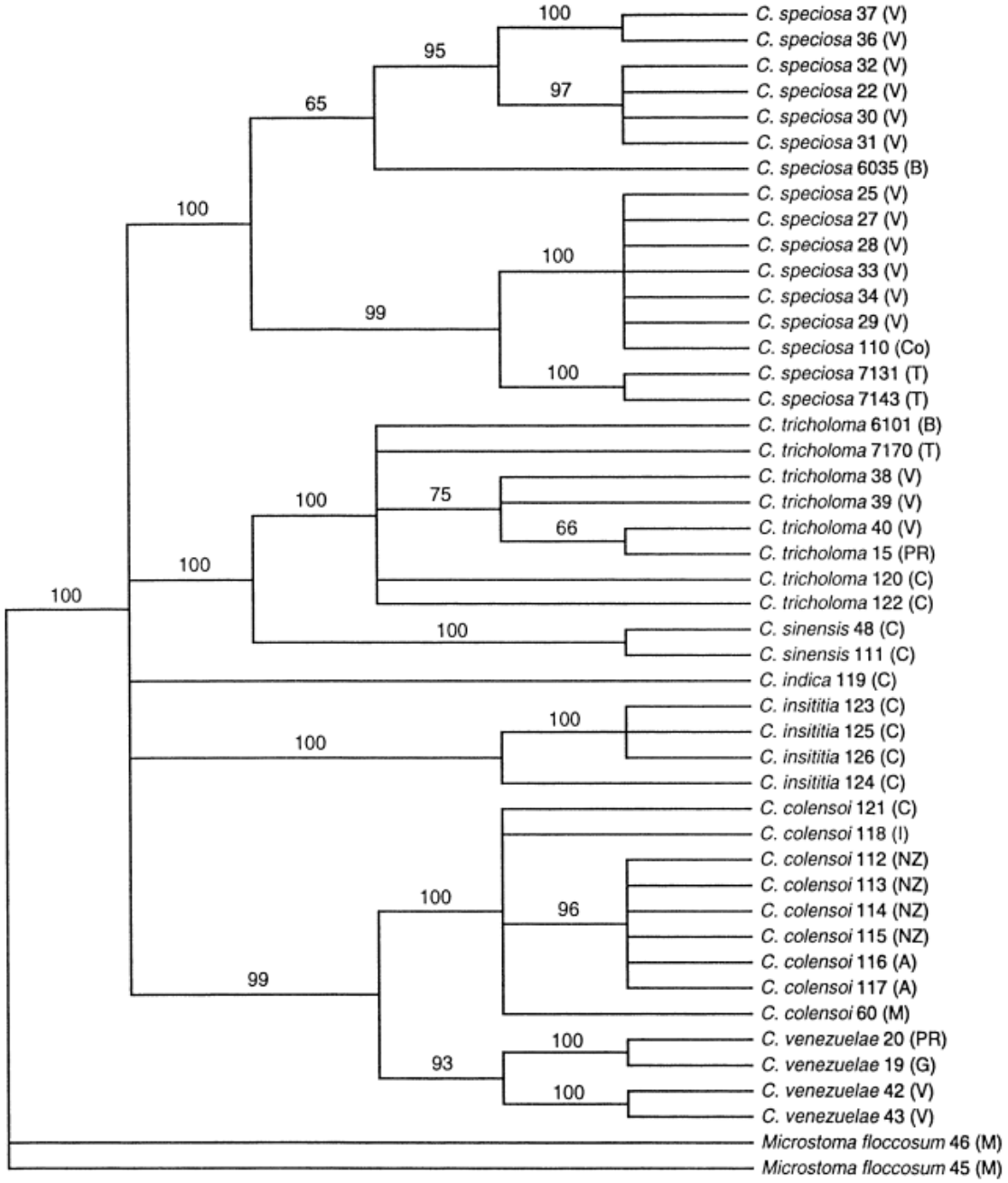


Ilustración 22. El árbol filogenético de (*WEINSTEIN ET AL.* 07/31/2002), que es el consenso estricto de 15000 árboles obtenidos por máxima parsimonia, usando secuencias ITS. V = Venezuela, Co = Colombia, T = Tailandia, B = Borneo (Sabah), PR = Puerto Rico, C = China, I = India, NZ = Nueva Zelanda, A = Australia, M = México, G = Guadalupe.

Ya dije sobre que el muestreo era menor que en el de (*ZENG ET AL.* 01/13/2023) y etc., etc., etc.… vayamos a lo que concluyeron: como se ve en la Ilustración 22, *C. speciosa* está organizado en dos clados. La mayoría de individuos en ambos clados son venezolanos, salvo unas excepciones. Podemos distinguir un clado BV (el individuo de Borneo y otros de

Venezuela), y otro clado CoTV (un individuo de Colombia, dos de Tailandia y otros de Venezuela).

Pues bien, según (*WEINSTEIN ET AL.* 07/31/2002), el clado BV estaría compuesto por individuos de coloración más oscura, en el rango del marrón-malva-coral oscuro (morado). El clado CoTV abarcaría individuos de coloración más clara, en el rango del amarillo-naranja-coral claro-blanco. La mejor parte es que ambos clados son monofiléticos, pero biogeográficamente pierde sentido. ¿Por qué algunos especímenes en Venezuela son claros y otros son más oscuros, estando en el mismo territorio? ¿Y qué onda con el individuo oscuro de Borneo y el otro claro de Tailandia? Son distintos en coloración a pesar de que están geográficamente cerca.

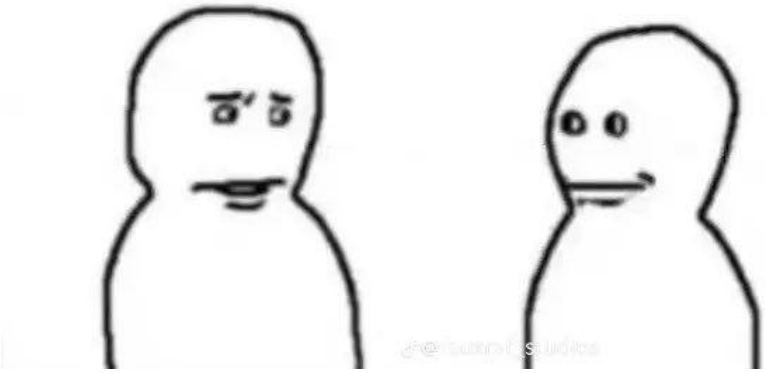


Ilustración 23. Mi honesta reacción (*PARARANNOUL*).

Podríamos hacer una megaexplicación rebuscada a por qué, pero sinceramente, faltaría analizar más individuos. Ah no, espera… que de eso va justamente el trabajo de (*ZENG ET AL.* 01/13/2023), y adivina qué… con más individuos, no obtuvieron clados definidos por tonalidades claras u oscuras.

Ilustración 24. Para ustedes, Richard Weinstein, Donald Pfister y Teresa Iturriaga. Image source: (*BRI*).

Bueno, por lo menos podemos decir que *C. speciosa* si es, de momento, una especie legítima.

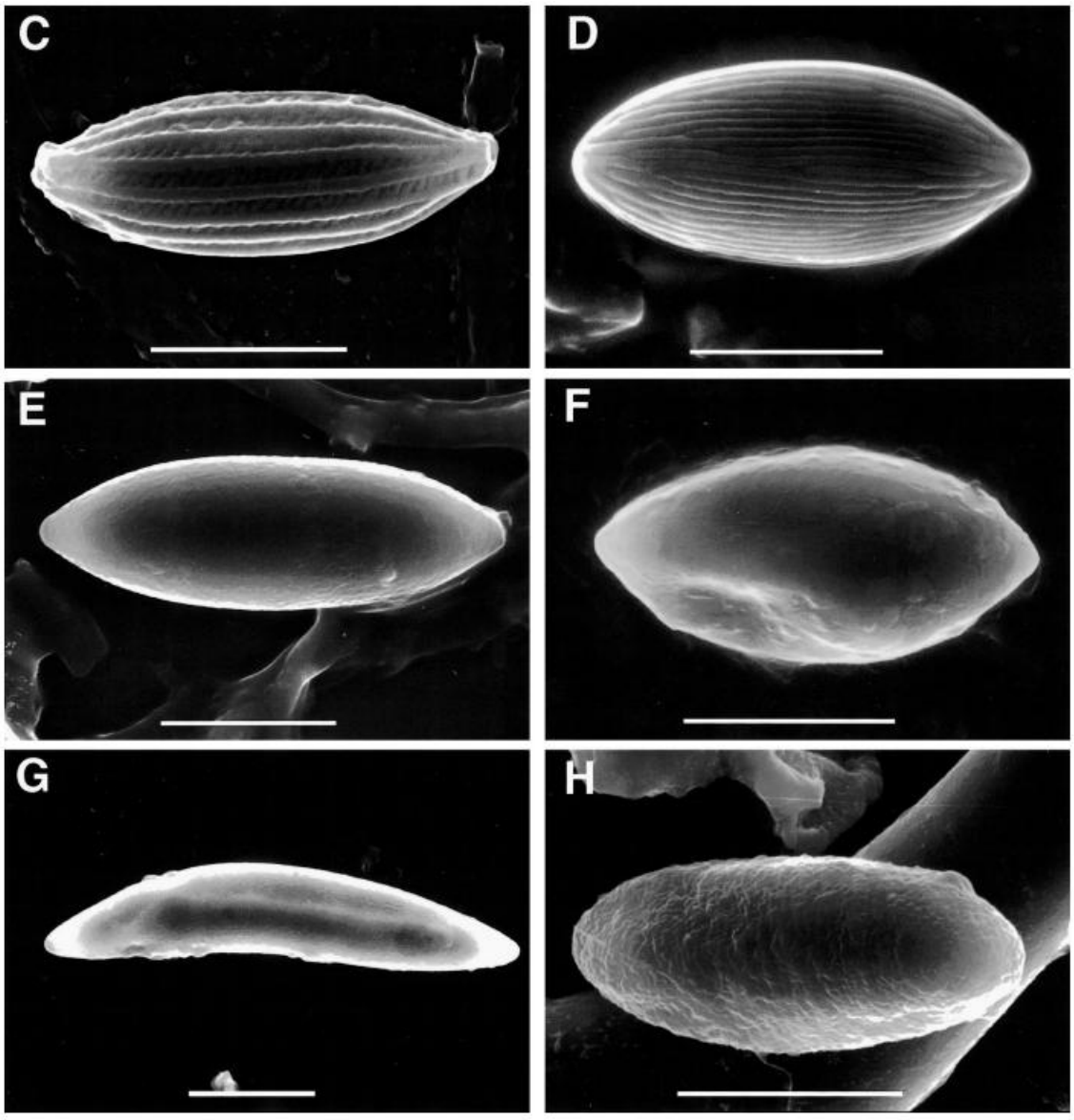


Ilustración 25. Aunque *C. speciosa* pueda parecerse a otras especies a simple vista, microscópicamente sí tiene diferencias notorias. Por ejemplo, con las ascosporas. A) *Cookeina speciosa*. B) *Cookeina indica*. C) *Cookeina venezuelae*. D) *Cookeina tricholoma*. E) *Cookeina colensoi*. F) *Cookeina sinensis*. G) *Cookeina insititia*. Barras de escala: 10 µm. Image source: (*WEINSTEIN ET AL.* 07/31/2002).

1.11. Sinonimias.

El primer sinónimo fue: ***Peziza speciosa*** **Fr., Syst. mycol., 2: 84 (1822)**. Esperaba alguna descripción legendaria, pero solo dice esto: "*P. speciosa*, *coccinea*, cupula hemisphaerica ciliata, stipite unciali tuberoso. — Plum. l. c. f. C. media videtur inter *P. coccineam* (an jam memorata Michel. t. 86. f. 5) & sequentem tribum" (*FRIES* 1822).

Otros sinónimos:

- *Peziza amoena* Lév., Ann. Sci. nat., Bot., sér. 3, 3: 39 (1845), fide Le Gal (1953).
- *Geopyxis elata* Massee, Bull. Misc. Inform. Kew, 1898: 123 (1898).
- *Peziza hindsii* Berk., Ann. Mag. Nat. Hist., 9: 456 (1842), fide Denison (1967).
- *Lachnea hindsii* (Berk.) Pat., Bull. Soc. mycol. Fr., 4: 98 (1888).
- *Trichoscypha hindsii* (Berk.) Sacc., Syll. fung., 8: 161 (1889).
- *Pilocratera hindsii* (Berk.) Henn., Engler's Bot. Jahrb., 14: 363 (1891).
- *Cookeina hindsii* (Berk.) Kuntze, Rev. Gen. Pl., 2: 849 (1891).
- *Peziza javanica* Nees, in Lév., Ann. Sci. nat., Bot., sér. 3, 3: 39 (1845), fide Le Gal (1953).
- *Trichoscypha javanica* (Nees) Sacc., Syll. fung., 8: 162 (1889).
- *Cookeina javanica* (Nees) Kuntze, Rev. Gen. Pl., 2: 849 (1891).
- *Geopyxis striatospora* Maubl. & Roger, Bull. Soc. mycol. Fr., 52: 83 (1936), fide Le Gal (1953).
- *Peziza sulcipes* Berk., Hooker's J. Bot., 1 (3): 141 (1842).
- *Trichoscypha sulcipes* (Berk.) Sacc., Syll. fung., 8: 161 (1889).
- *Cookeina sulcipes* (Berk.) Kuntze, Rev. Gen. Pl., 2: 849 (1891).
- *Pilocratera sulcipes* (Berk.) Sacc. & Traverso, Syll. fung., 20: 413 (1911).
- *Cookeina sumatrana* Boedijn, Rec. Trav. Bot. Néerl., 26: 407 (1929).

(*ASCOMYCETE ORG* 08/02/2023 Aug 2).

Ilustración 26. (*はべりぁ* 08/14/2025 Aug 14).

1.12. Taxonomía completa.

Reino **Fungi**	Filo Aphelidiomycota (*Aphelidium*)			
	Filo Rozellomycota (microsporidios, *Rozella allomycis*)			
	Clado **Eumycota**	Clado Chytridiomyceta (*Batrachochytrium dendrobatidis*)		
		Clado Blastocladiomyceta (*Allomyces macrogynus*)		
		Clado **Amastigomycota**	Filo Mucoromycota (*Mucor*, *Rhizopus*, *Mortierella*)	
			Subreino Zoopagomyceta (*Basidiobolus*, *Pandora*, *Harpella*)	
			Clado **Symbiomycota**	Filo Glomeromycota (*Glomus*)
				Subreino **Dikarya**

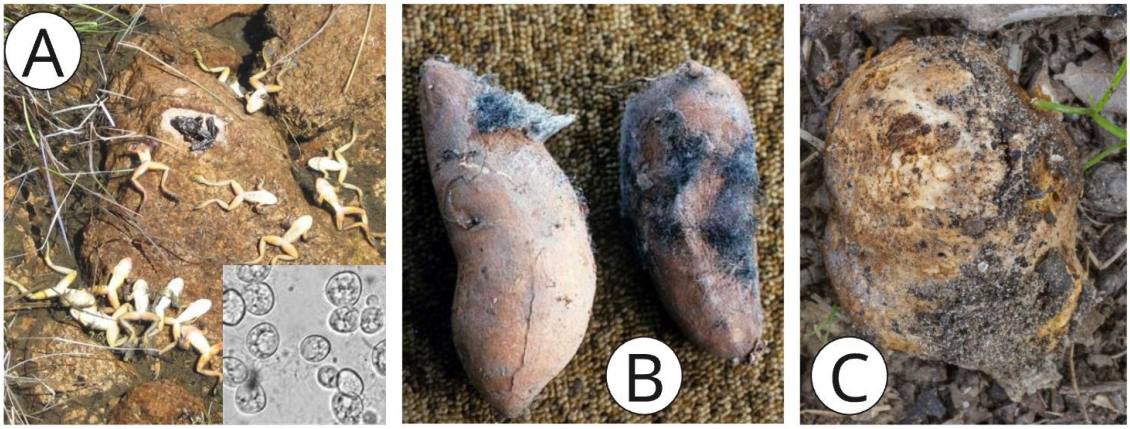


Ilustración 27. A) Hongo quítrido de los anfibios (*Batrachochytrium dendrobatidis*), una de las peores enfermedades fúngicas actuales en ranas. B) *Rhizopus stolonifer*, moho negro del pan, creciendo en boniatos (*Ipomoea batatas*). C) Probablemente *Glomus macrocarpum*, hongo micorrízico. Estas tres especies están emparentadas con el subreino Dikarya, donde se incluye *C. speciosa*. Image sources: A) (*Whittaker and Vredenburg* 05/17/2011 May 17; *Voyles et al.* 09/04/2012). B) (*Averre* 2009). C) (*Sergeev* 09/16/2020 Sep 16).

Subreino **Dikarya**	División **Entorrhizomycota** (*Talbotiomyces*, *Juncorrhiza*, *Entorrhiza*)	
	División **Basidiomycota** (champiñón común o portobello *Agaricus bisporus;* matamoscas o falsa oronja *Amanita muscaria;* hongo pera o de muñón *Apioperdon pyriforme;* oreja de Judas *Auricularia auricula-judae;* hongo blanco, seta calabaza o porcini *Boletus edulis;* clatro rojo *Clathrus ruber;* hongo de los sótanos *Coniophora puteana;* criptococosis *Cryptococcus neoformans;* hongo yesquero o pata de caballo *Fomes fomentarius;* pipa u hongo reishi *Ganoderma lucidum;* estrella de tierra *Geastrum triplex;* seta china o shiitake *Lentinula edodes;* dermatitis seborreica y pitiriasis versicolor *Malassezia furfur;* moniliasis del cacao *Moniliophthora roreri;* falo hediondo *Phallus impudicus;* mongui u hongo de San Juan *Psilocybe semilanceata;* roya de la hoja de la avena *Puccinia coronata; Sporobolomyces salmonicolor;* tizón apestoso del trigo *Tilletia caries;* cerebro amarillo o mantequilla de bruja *Tremella mesenterica;* huitlacoche *Ustilago maydis,* sinónimo de *Mycosarcoma maydis*).	
	División Ascomycota	Subdivisión Saccharomycotina (*Brettanomyces bruxellensis*, *Candida albicans*, *Saccharomyces cerevisiae*)
		Subdivisión Taphrinomycotina (*Neolecta, Pneumocystis, Schizosaccharomyces, Taphrina*)
		Subdivisión Pezizomycotina

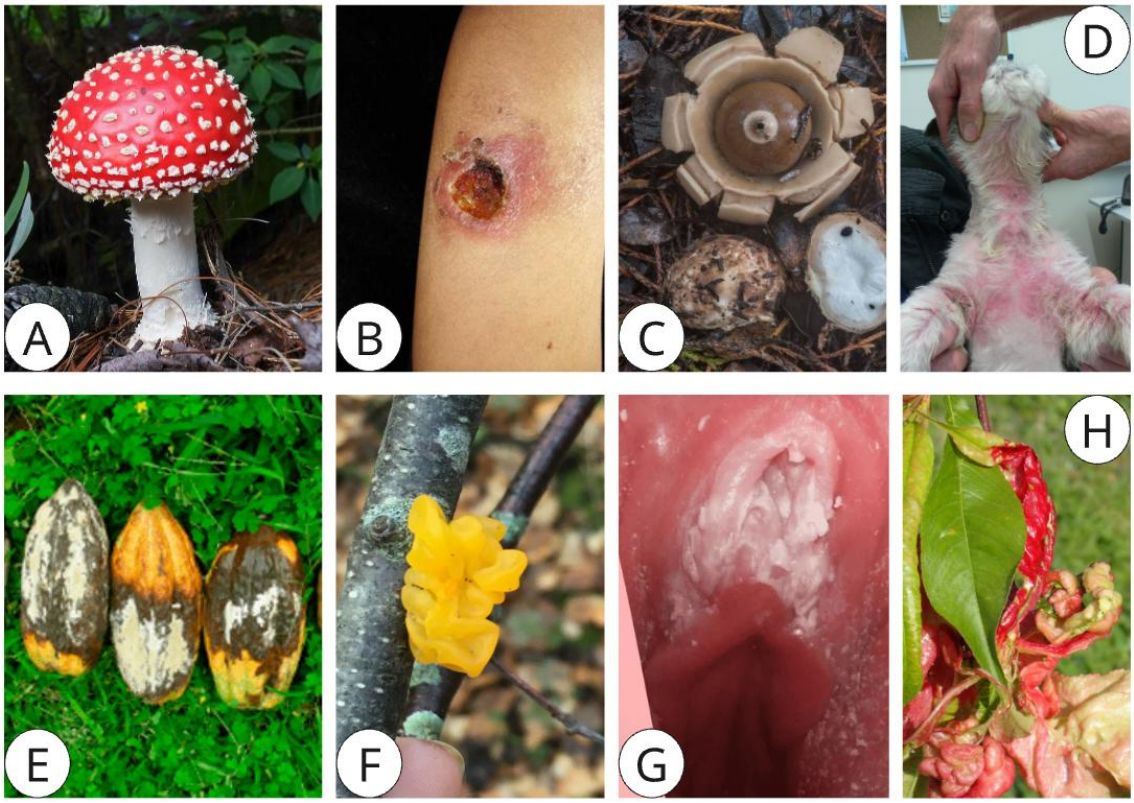


Ilustración 28. Ejemplos de hongos dicariontes (subreino Dikarya): A) matamoscas *Amanita muscaria* (GONSALVES 07/01/2017 Jul 1). B) Úlcera causada por *Cryptococcus neoformans* (CARRASCO-ZUBER ET AL. 12/2016). C) Estrella de tierra *Geastrum triplex* (SERGEEV 2009). D) Perro con dermatitis por *Malassezia pachydermatis* (WILLOWS VETERINARY CENTRE 2025). E) Frutos de cacao afectados por *Moniliophthora roreri* (PHILLIPS-MORA AND AMORES). F) Hongo mantequilla de bruja *Tremella mesenterica* (PYNKLYNX 10/15/2020 Oct 15). G) Vagina con infección por *Candida albicans* (SCHOENFELD AND DREXLER 04/16/2023 Apr 16). H) Hojas de melocotonero (*Prunus persica*) afectadas por *Taphrina deformans* (CRANSHAW 2017). Estas especies del subreino Dikarya están emparentadas con la subdivisión Pezizomycotina, que incluye a *Cookeina speciosa*.

Subdivisión **Pezizomycotina**

- Clases:
  - **Arthoniomycetes** (*Arthonia radiata, Lichenostigma cosmopolites*).
  - **Candelariomycetes** (*Candelariella vitellina*).
  - **Collemopsidiomycetes** (*Collemopsidium foveolatum*).
  - **Coniocybomycetes** (*Sclerophora sanguinea*).
  - **Dothideomycetes** (*Cenococcum geophilum;* chancro del almendro *Fusicoccum amygdali;* sarna del manzano *Venturia inaequalis*)
  - **Eurotiomycetes** (aspergilosis *Aspergillus fumigatus;* moho negro de los baños y bordes húmedos *Aspergillus niger;* cancro del pino *Caliciopsis pinea*; blastomicosis *Blastomyces dermatitidis;* trufa falsa jaspeada *Elaphomyces muricatus;* moho de la penicilina *Penicillium chrysogenum*)
  - **Geoglossomycetes** (lengua de tierra: *Glutinoglossum glutinosum*).
  - **Laboulbeniomycetes** (*Hesperomyces virescens*)
  - **Lecanoromycetes** (*Bartlettiella fragilis;* liquen ojo de oro *Teloschistes chrysophthalmus*; liquen de barba *Usnea hirta;* liquen amarillo *Xanthoria parietina*).
  - **Leotiomycetes** (moho gris o podredumbre noble *Botrytis cinerea;* digüeñe o dihueñe *Cyttaria espinosae;* oídio de los mangos *Erysiphe*

cichoracearum; moho blanco *Sclerotinia sclerotiorum; Trichobolus zukalii;* blanquilla u oídio de las uvas *Uncinula necator*).
    - Lichinomycetes (liquen negro marino de las rocas: *Lichina pygmaea*).
    - Orbiliomycetes (*Arthrobotrys dactyloides, Orbilia xanthostigma*).
    - Pezizomycetes.
    - Sareomycetes (*Atrozythia klamathica, Sarea resinae*).
    - Sordariomycetes (cornezuelo del centeno o ergot *Claviceps purpurea*; chancro de los frijoles *Colletotrichum lindemuthianum*; hongo pastel del rey Alfredo u hongo para hogueras *Daldinia concentrica; Neurospora crassa;* enfermedad del olmo holandés *Ophiostoma ulmi*; moho negro de las paredes *Stachybotrys chartarum*; dedos de muerto *Xylaria longipes*).
    - Xylobotryomycetes (*Xylobotryum andinum*).
    - Xylonomycetes (*Xylona heveae*).
- Órdenes (incertae sedis):
    - Thelocarpales (*Sarcosagium biatorellum*).
    - Vezdaeales (*Vezdaea schuyleriana*).
- Familias (incertae sedis):
    - Hansfordiaceae (*Hansfordia ovalispora*).
    - Harpidiaceae (*Harpidium gavilaniae*).
- Géneros (incertae sedis): *Acremoniella, Alcornia, Astomella, Biatoridium, Blastoheterospora, Brachysporiopsis, Conostomatium, Cyanoporina, Clypeolum, Diplococcium, Distoceratosporella, Endosporoideus, Melanophloea, Milospium, Oevstedalia, Psammina, Pseudomelanconium, Pseudopeziza, Splanchospora, Sphaerosporium, Trullula, Wadeana, Zelotetraploa.*

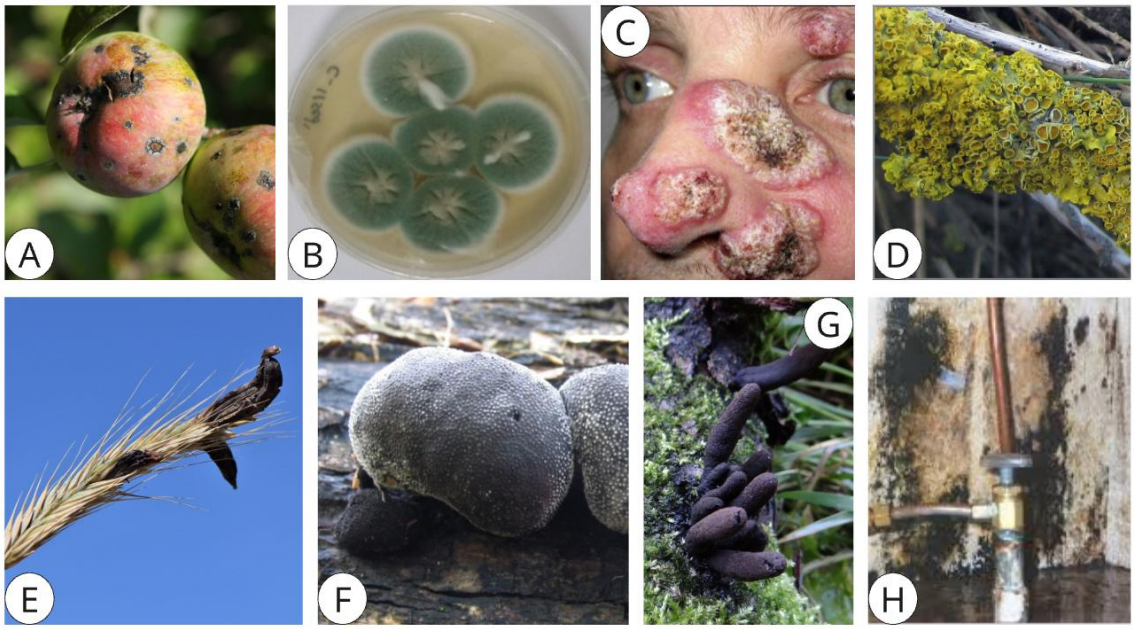


Ilustración 29. Ejemplos de hongos pezizomicotinos (subdivisión Pezizomycotina). A) Manzanas (*Malus domestica*) con sarna del manzano por *Venturia inaequalis* (*Holmes* 2012). B) Cultivo en agar de *Penicillium chrysogenum* (*Elhady et al.* 05/18/2022). C) Lesiones verrucosas causadas por *Blastomyces dermatitidis* (*Silhan and Reed* 12/2011). D) Liquen amarillo *Xanthoria parietina* (*Seawright*). E) Cornezuelo del centeno, *Claviceps purpurea* (*Krzysztof Ziarnek* 08/10/2022 Aug 10). F) Hongos pastel, *Daldinia concentrica* (*O'Brien* 2006). G) Dedos de muerto, *Xylaria longipes* (*Opiola* 09/17/2013 Sep 17). H) Pared con humedad, donde crece moho negro tóxico *Stachybotrys chartarum* (*Sierck* 08/04/2015 Aug 4). Estas especies están emparentadas con la clase Pezizomycetes, en donde está incluida *Cookeina speciosa*.

Clase Pezizomycetes, Subclase Pezizomycetidae, Orden Pezizales:

Familias:

- Ascobolaceae (*Ascobolus carbonarius*).
- Ascodesmidaceae (*Lasiobolus pilosus*).
- Caloscyphaceae (*Caloscypha fulgens*).
- Chorioactidaceae (estrella de Texas o kirinomitake: *Chorioactis geaster*).
- Discinaceae (orejas de cerdo: *Discina ancilis*).
- Geomoriaceae (*Geomorium fuegianum*).
- Glaziellaceae (*Glaziella vesiculosa*).
- Helvellaceae (oreja de gato: *Helvella fusca*).
- Karstenellaceae (*Karstenella vernalis*).
- Kallistoskyphaceae (*Kallistoskypha incarnata*).
- Morchellaceae (hongo de taza venosa *Disciotis venosa*; morilla o colmenilla *Morchella esculenta*)
- Otideaceae (*Otidea leporina*).
- Pezizaceae (taza de estiércol común *Peziza vesiculosa*).
- Pseudombrophilaceae (*Pseudombrophila bulbifera*).
- Pulvinulaceae (*Pulvinula salmonicolor*).
- Pyronemataceae (hongo cáscara de naranja *Aleuria aurantia*).
- Pyropyxidaceae (*Pyropyxis rubra*).
- Rhizinaceae (hongo de rosquilla o hongo de fuego del pino: *Rhizina undulata*).
- Sarcoscyphaceae.
- Sarcosomataceae (caldero de bruja o panqueque carbonizado: *Sarcosoma globosum*).
- Strobiloscyphaceae (*Harmoniella junipericola*).
- Tarzettaceae (*Tarzetta oblongispora*).
- Tuberaceae (*Choiromyces maeandriformis*; trufa *Tuber melanosporum;* trufa blanca de Oregon *Tuber gibbosum*).

Ilustración 30. Ejemplos de hongos pezizales (orden Pezizales, subclase Pezizomycetidae, clase Pezizomycetes). A) Estrella de Texas *Chorioactis geaster* (*LALLEY* 01/06/2013 Jan 6). B) Hongo colmenilla *Morchella esculenta* (*SYRIO* 03/29/2025 Mar 29). C) Hongo taza de estiércol *Peziza*

vesiculosa (*CALOW* 04/05/2010 Apr 5). D) Hongo cáscara de naranja *Aleuria aurantia* (*BJOERNS* 10/18/2020 Oct 18). E) Hongo caldero de bruja, *Sarcosoma globosum* (*RUOTSALAINEN ET AL.* 10/2023). F) Trufas, *Tuber melanosporum* (*PLISCHKE* 2020). Estas especies están emparentadas con la familia Sarcoscyphaceae, que incluye a *Cookeina speciosa*.

Géneros (incertae sedis): *Aparaphysaria, Ascocalathium, Aurantiolachnea, Boudierella, Cephaliophora, Cidaris, Elaiopezia, Filicupula, Geopyxis, Heydenia, Hiemsia, Hydnocystis, Hypotarzetta, Lamprospora, Lasiobolidium, Lazuardia, Leucoscypha, Loculotuber, Microeurotium, Mycoarctium, Mycogalopsis, Nannfeldtiella, Neottiella, Octospora, Octosporella, Octosporopsis, Oedocephalum, Orbicula, Orcadia, Paurocotylis, Paxina, Pseudoboubovia, Pseudombrophila, Pulvinula, Rhodoscypha, Rhodotarzetta, Scytopezis, Solanella, Sphaerosoma, Stephensia, Tarzetta, Trichaleurina.*

Familia Sarcoscyphaceae:
Aurophora, Cookeina, Geodina, Kompsoscypha, Microstoma, Nanoscypha, Phillipsia, Pithya, Pseudopithyella, Sarcoscypha, Thindia, Wynnea
Género *Cookeina*:
Cookeina colensoi, Cookeina colombiana, Cookeina cremeirosea, Cookeina garethjonesii, Cookeina indica, Cookeina insititia, Cookeina korfii, Cookeina sinensis, Cookeina speciosa, Cookeina sulcipes, Cookeina tricholoma, Cookeina venezuelae.

Ilustración 31. Algunos ejemplos de sarcoscifáceos (familia Sarcoscyphaceae), muy emparentados con *Cookeina speciosa*. A) *Kompsoscypha chudei* (*KAYA AND UZUN* 09/26/2018). B) Hongo taza de hadas de flecos rosas, *Microstoma floccosum* (*NEBRASKA MUSHROOMS* 08/25/2025 Aug 25). C) *Pseudopithyella minuscula* (*GELPI* 09/17/2016a Sep 17). D) *Wynnea americana* (*WALT STURGEON* 07/20/2014 Jul 20). E) *Cookeina colensoi* (*LEOVARGAS* 04/09/2022 Apr 9). F) *Cookeina korfii* (*EGERTOVÁ* 03/17/2016 Mar 17). G) *Cookeina tricholoma* (*EGERTOVÁ* 03/17/2016 Mar 17). H) *Cookeina venezuelae* (*ALAN_ROCKEFELLER* 10/25/2014 Oct 25).

Anexos.

2. La textura en hongos.

La textura en hongos es el modo de organización de las células de las hifas, aunque el término se aplica sobre todo para ascomicetos y celomicetos (coelomycetes) (*MOORE ET AL.* 07/2018 Jul). En la siguiente imagen se representan algunos tipos de texturas.

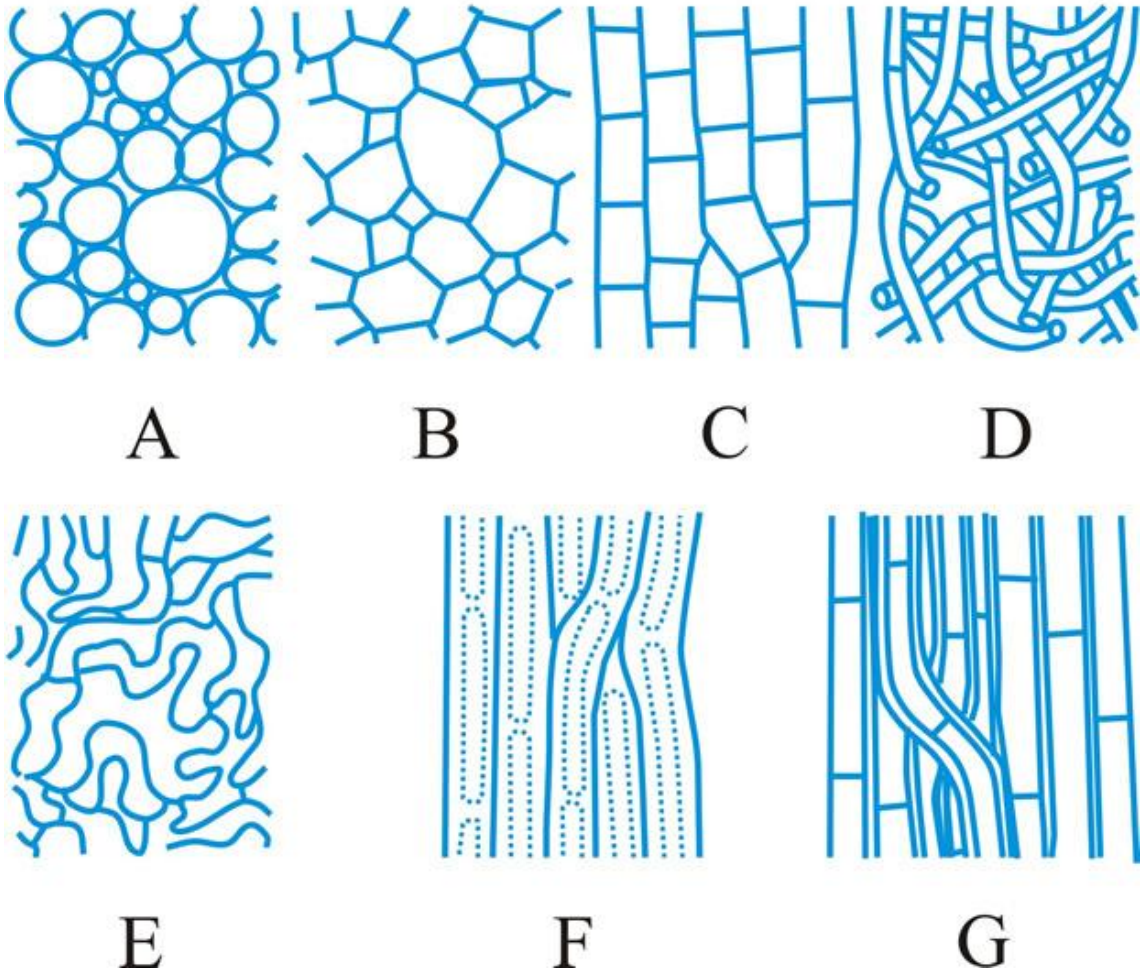


Ilustración 32. Los tipos de textura: A) textura globulosa. B) textura angularis. C) textura prismática. D) textura intricata. E) textura epidermoidea. F) textura oblita. G) textura porrecta. Image source: (*MOORE ET AL.* 07/2018 Jul).

3. La reproducción en los ascomicetos.

El tema de la reproducción de los ascomicetos es algo complejo de explicar… pero sí merece la pena decirlo en este libro (no, mejor dicho, artículo), para que de una vez queden claras las cosas.

Ilustración 33. (*ISHIROROY* 02/12/2025 Feb 12).

3.1. Ciclo anamórfico o asexual.

Un individuo de hongo ascomiceto **durante el ciclo asexual se define como un micelio asexual haploide**, hecho de hifas "normales", conocidas como **hifas vegetativas**. Las hifas vegetativas están hechas de células septadas (esto es, cada célula está septada por un septo o tabique). En algunas de ellas surgen **hifas conidiógenas**, en las que se producirán las esporas asexuales o **conidios**. En los ascomicetos, los conidios normalmente son multinucleados (*MANGLIK* 06/23/2023), al menos a nivel de macroconidios.

Los conidios se dispersan por el ambiente, y cada uno será capaz de engendrar nuevas hifas vegetativas que formarán otro individuo (otro micelio), igualmente haploide y que será la copia del micelio original. A partir de estudios hechos en *N. crassa* y otras especies, se asume que **las células en el individuo (micelio) asexual**, es decir, las células **de las hifas vegetativas, son multinucleadas y septadas** (*MOURIÑO-PÉREZ* 05/2013)… eso no descarta posibles excepciones. No te vayas a confundir con "cenocítica" en vez de multinucleada, ese término en el contexto de hongos suele referirse a células multinucleadas aseptadas, tal que el citoplasma se mezcla. Creo que hablaré de esto más adelante.

Ahora bien, es fácil comprender el ciclo asexual de los ascomicetos hasta la parte de los "conidios". Luego para las diferentes especies estudiadas dentro del grupo, la cosa se va complicando, pero en mal plan, porque aparecen términos raros y es un alto lío de cabeza.

(*MANGLIK* 06/23/2023) reconoce dos tipos de reproducción asexual en ascomicetos: aquellas en donde se generan estructuras destinadas a la creación asexual de nuevos

individuos (los conidios que mencionaba, los oidios [38] y las clamidosporas [39]); y la "vegetativa", en la que las células se dividen a sí mismas y listo (fisión binaria, gemación también conocida como "budding"), o bien pedazos de micelio o hifas se rompen y crecen en nuevos individuos (fragmentación) (*MANGLIK* 2023; *MANGLIK* 06/23/2023).

Esos modos de reproducción asexual por supuesto no son comunes o "generales" para todos los ascomicetos. A continuación, intentaré explicar los principales modos de reproducción asexual en las tres subdivisiones de ascomicetos. Recordando igual que no es algo "universal", sino meras inferencias a partir de especies concretas estudiadas a fondo:

Pezizomycotina: en estos organismos uno de los modos de reproducción asexual son los conidios, de hecho, ese es el método usual en los ascomicetos (*GOULD* 2009). Las principales hifas conidiógenas son los **conidióforos**, que pueden estar ramificadas o no, y ser unicelulares o multicelulares. Los conidióforos producen cadenas de **conidios** "verdaderos" como tal.

En algunas especies, estos conidios se distinguen en dos tipos: los **macroconidios** y los **microconidios**, **estos últimos se ven involucrados en la reproducción sexual**. Realmente ambos sirven para dispersarse en el ambiente y generar nuevos individuos, la diferencia está en el tamaño (los macroconidios son más grandes), la complejidad (los macroconidios suelen ser multicelulares multinucleados, los microconidios uninucleados, al menos en *N. crassa*) (*MAHESHWARI* 02/1999) y su destino (ChatGPT dice que los macroconidios son más resistentes y pensados para durar más en el ambiente que los microconidios. Los microconidios en teoría son más pensados para que actúen como "gametos masculinos" en vez de los anteridios (órgano sexual masculino) en ciertos casos en el ciclo sexual).

Algunas especies pueden tener otros dos tipos de conidios [40] : por parte de las hifas artrógenas, que son hifas vegetativas que se van fragmentando, cada fragmento es un **artroconidio** asexual; y los **blastoconidios** asexuales, que son células que surgen por gemación (*MCGINNIS AND TYRING* 1996), y luego funcionan como esporas asexuales. En el caso de *N. crassa*, los artroconidios y blastoconidios son interpretados como dos tipos de macroconidios (*MAHESHWARI* 02/1999). En *N. crassa*, los macroconidios son el tipo de conidio más común (*PARK AND YU* 12/2012).

Notas algo raro, ¿verdad? Fíjate que la definición de los artroconidios es sinónima a la definición de los oidios que mencioné anteriormente. Las hifas artrógenas se denominarían

[38] ¿Recuerdas que te dije que las hifas vegetativas o "normales" están hechas de células septadas? Pues en algunas especies de ascomicetos, estas células sufren una septación adicional que las separa como si fueran ladrillos o pedazos sueltos. Estas células septadas sueltas pueden actuar como conidios (aunque la diferencia con los conidios es que estos surgen de conidióforos). Esas células septadas sueltas con intención reproductiva asexual son los oidios (*MANGLIK* 06/23/2023).

[39] Las clamidosporas se generan en algunas especies, son igualmente células septadas sueltas que se originan en condiciones extremas. En esas situaciones, pierden agua, acumulan materiales granulares y de reserva, y su pared se engrosa. Así se convierten en clamidosporas. Cuando las condiciones sean favorables de nuevo, las clamidosporas germinarán, creando un nuevo micelio (un nuevo individuo) (*RAJARATHNAM AND SHASHIREKHA* 2003; *MANGLIK* 06/23/2023).

[40] En (*LIU* 2024) se menciona la existencia en artroconidios y blastoconidios en ciertas especies de ascomicetos de importancia médica: *Malassezia furfur*, *Trichosporon*, *Geotrichum* (este último solo artroconidios).

“oidióforos”. Hay documentos que los citan como sinónimos, por alguna razón más en los basidiomicetos (*CARMICHAEL* 1981; *KUES* 06/2000). Por cómo se usan ambos términos en (*INGOLD* 01/1980) con *Flammulina vetulipes* [41] , da a entender que en algunos contextos son términos diferentes, pero no he logrado encontrar en qué sentido (¡si lo sabes, dímelo!), me atrevería a decir que básicamente depende del autor y de la especie y de cuál de los dos términos se ha “usado más” en X especie, pero corrígeme si quieres.

Saccharomycotina: no desarrollan verdaderas hifas conidiógenas. Por lo general, la fase asexual se da a través de la simple **fisión binaria o mitosis** (una célula del hongo divide su núcleo en dos, y a continuación la célula entera en dos mitades idénticas); o a través de la **gemación holoblástica** (se crea una protuberancia en alguna parte de la pared celular de la célula madre, esta protuberancia empieza a crecer hasta que se desarrolla completamente, creándose la nueva célula. Esta al separarse de la madre, deja una cicatriz en la cual no suele volver a producirse gemación).

Taphrinomycotina: generalmente no desarrollan verdaderas hifas conidiógenas. Depende de la especie, **fisión binaria** o **gemación**, esta última puede darse de diversos modos.

¿Sabes qué implica que ni Saccharomycotina ni Taphrinomycotina tengan verdaderas hifas? Pues que no forman micelio. Un micelio en Pezizomycotina equivalía a un solo “individuo”, pero en las otras dos subdivisiones, el “individuo” correspondería a cada célula del organismo.

Se dice que los organismos de esas dos últimas subdivisiones forman conglomerados multicelulares, pero estos conglomerados no son individuos por sí mismos. A los hongos de ambas subdivisiones se los conoce como **levaduras**, y una de sus definiciones es que “son seres unicelulares (el individuo es la célula) que pueden formar estructuras multicelulares (asociaciones de varias células)”. A esa definición se le suman otras, como la misma reproducción por gemación, o su capacidad de fermentación, aunque eso no es algo que aplique para todas las levaduras.

Ilustración 34. (*SPARKS* 08/02/2025 Aug 2).

[41] Un basidiomiceto, Dios nos libre de los basidiomicetos.

3.2. Ciclo teleomórfico o sexual en Pezizomycotina.

Aprovecho para decir que en esta sección solo me centraré en la reproducción sexual según ocurre en Pezizomycotina (… cómo decirlo de otro modo… "los ascomicetos superiores"). Realmente quisiera hablar del ciclo sexual en Saccharomycotina y Taphrinomycotina, pero eso mejor lo dejaré para otra ocasión cuando hable de algún hongo perteneciente a esas subdivisiones [42].

Primeramente, quiero que tengas claro que un individuo ("micelio asexual") de ascomiceto tiene en cada célula un genoma, además cada célula es haploide. Hay una región concreta en el genoma de los ascomicetos, el llamado "**locus MAT**", que puede albergar unas cosas llamadas "**genes MAT**".

El nombre de "MAT" hace referencia a "mating-type genes", genes de tipo de apareamiento. Los genes MAT son algo así como los "sexos" para los ascomicetos (y en otros hongos), aunque es más correcto decir que **son los reguladores de la reproducción sexual** (*Wik et al.* 12/11/2008). De ahí, las funciones que tienen específicamente varían según el gen y según la especie en donde se encuentren. Por ejemplo, el gen MAT1-1-1 en *Neurospora crassa* y *Aspergillus nidulans* es esencial para la fertilización; en *Podospora anserina*, no solo es esencial para eso, también para la producción de ascosporas (*Du and Yang* 08/18/2021).

Ilustración 35. (*Y* 04/18/2025 Apr 18).

En los ascomicetos, lo común es que su genoma solo albergue un locus MAT (en los basidiomicetos en cambio existen dos) (*Sun et al.* 06/2025). Los genes MAT deberían existir en todos los hongos, al menos los heterotálicos (*Rubini et al.* 02/20/2011) (ya voy a explicar qué es "heterotálico"), pero la realidad es que eso es solo una inferencia. Muy pocas especies han sido estudiadas lo suficiente para determinar la estructura y funcionamiento de sus genes MAT, fuera de ellas no podemos hacer conclusiones para otros hongos. Y no, *Cookeina* en este caso no ha sido estudiada para ello.

En base a las especies de ascomicetos en donde se ha estudiado los genes MAT y su disposición (*N. crassa*, algunas especies de *Coccidioides*, algunas especies de *Morchella*, etc.), se sabe que **hay dos tipos de locus MAT**. Basándonos en el que podría ser uno de los ascomicetos más estudiados, *N. crassa* (*Sun et al.* 06/2025), **un individuo puede ser MAT1-1 o MAT1-2** (para *N. crassa* históricamente también se los denomina como "MAT A"

[42] Nah, qué va. En realidad, es porque tengo que acabar una cosa más importante, y ya se me acaba el tiempo para finalizar esto. De todos modos, para comprender mejor la descripción de *Cookeina speciosa*, creo que es bastante decente la explicación del ciclo sexual en ascomicetos de Pezizomycotina.

y “MAT a”, respectivamente). Esta nomenclatura se infiere al menos para toda la subdivisión Pezizomycotina. Por extensión se ha propuesto denominarlos también como MAT1 y MAT2 respectivamente (*PÖGGELER ET AL.* 2006; *WILKEN ET AL.* 09/2017).

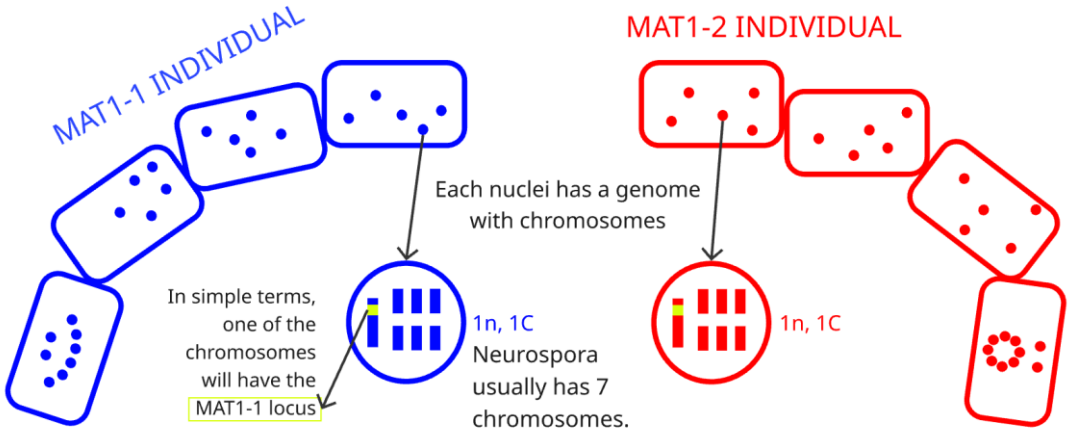


Ilustración 36. En hongos heterotálicos, deben encontrarse dos individuos de diferente identidad MAT. Recordemos que estos individuos están normalmente en estado asexual, sus hifas vegetativas están hechas de células septadas multinucleadas haploides. Las células no deben tener necesariamente el mismo número de núcleos. El tamaño de los cromosomas es meramente representativo y no tiene por qué ser exacto a la realidad.

Empecemos con uno de los mecanismos a mi parecer más fáciles de entender a la primera: el heterotalismo. Consiste en que dos individuos de diferente locus MAT deben encontrarse para poder reproducirse (Ilustración 36). Esto significa que el un individuo es MAT1-1, entonces el otro debe ser MAT1-2. Por lo general, el locus MAT1-1 puede tener de 1 a 3 genes (el gen MAT1-1-1 y bien solo ese u otros más), el locus MAT1-2 normalmente solo tiene un gen (el gen MAT1-2-1).

Los genes MAT se denominan, bajo este esquema, como MATX-X-X. Por ejemplo, el gen MAT1-1-1 de *N. crassa* indica que: es el gen MAT tipo 1 que está incluido en el locus MAT 1-1 (*WILKEN ET AL.* 09/2017).

Es por esta disimilitud en el número de genes MAT en los locus, e incluso en los casos en los que solo haya un gen en los locus de dos individuos a reproducirse, que los genes tienen estructuras diferentes y lo único que tienen en común es que comparten el mismo lugar en el genoma (locus), aún si son del locus MAT1-1 o MAT1-2. Es por eso que a los locus MAT se les llama **idiomorfos**, no alelos (*RUBINI ET AL.* 02/20/2011)… además que “alelos” es un término para los genes, no para los locus.

3.2.1. El heterotalismo.

Pero bueno. El heterotalismo en Pezizomycotina podemos esquematizarlo de este modo (importante notar que es un esquema general, no tiene por qué cumplirse lo mismo en todas las especies):

Cuando las hifas de dos individuos MAT1-1 y MAT1-2 (dos micelios asexuales) se encuentran, generalmente empiezan a crear dos tipos de **estructuras sexuales o gametangios**: los anteridios, que actúan como “estructuras masculinas” y aportarán núcleos a los ascogonios, las “estructuras femeninas” (Ilustración 37). Los ascogonios cuentan con una hifa modificada (aunque en realidad es una célula muy larga), el tricógino,

que recibe los núcleos contenidos en los anteridios, y puede ramificarse (*Debuchy et al.* 04/30/2014; *Пескова and Ориненко* 2023) (Ilustración 38).

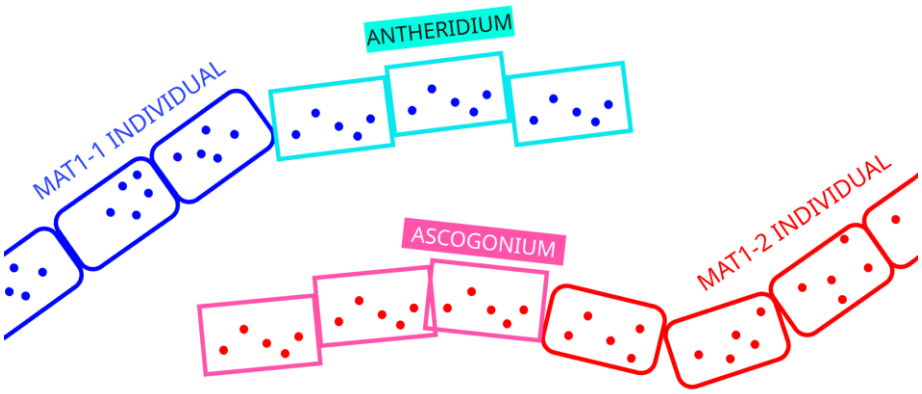


Ilustración 37. **La creación del anteridio y ascogonio**. Más adelante explico que los ascomicetos son hermafroditas: un individuo MAT1-1 también puede crear ascogonios y viceversa, el MAT1-2 puede crear anteridios… Pero ya hablaremos de eso más adelante. Solo, tenlo en cuenta :)

Ese sería el modo general en el que explican el asunto con los ascomicetos. Si quieres algo más exacto, puedes revisar el estudio de (*Lichius et al.* 08/10/2012) hecho en *N. crassa*: en el contexto del ascogonio, lo definen como *una* hifa que está enrollada sobre sí misma, lo que se conoce como "**nudo hifal**".

Luego, del ascogonio (menos de la zona de la punta) surgen hifas que la rodean ("hifas envolventes"), formando así el protoperitecio (infiriendo hacia los demás ascomicetos, protoascocarpo o protoascoma). Esto no es lo único que crea el ascogonio. También origina al tricógino, uno o más de ellos (Ilustración 38). La siguiente fase es la formación del peritecio (ascocarpo).

Así es como **en *N. crassa* se definen tres etapas**: **ascogonial** (que sería meramente la creación del ascogonio), protoperitecial (**protoascocarpal**, que sería la creación de las hifas envolventes) y peritecial (**ascocarpal**) (*Lichius et al.* 08/10/2012; *Brun et al.* 10/31/2021).

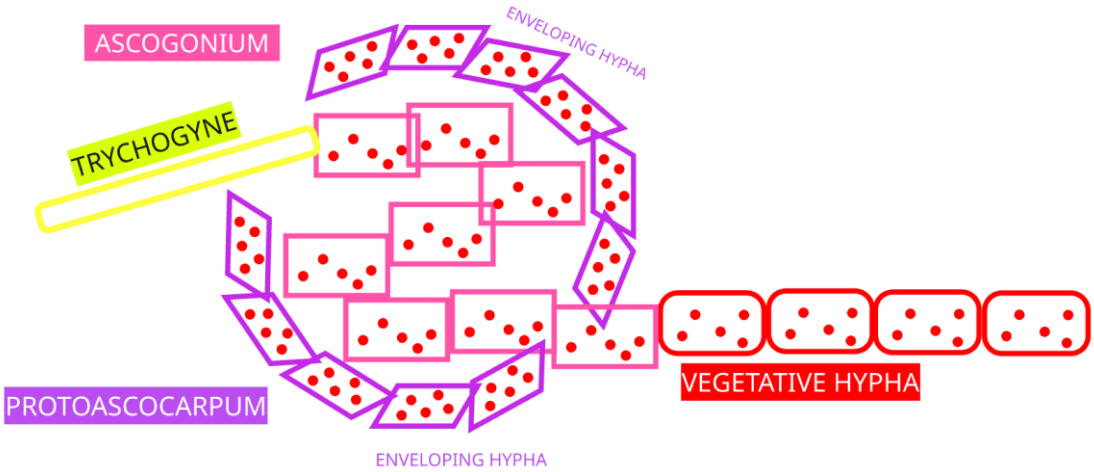


Ilustración 38. **El desarrollo del protoascocarpo**. El ascogonio, según (*Lichius et al.* 08/10/2012), es una hifa que está enrollada. De ella surgen hifas envolventes. Juntas conforman el protoascocarpo. Del ascogonio también surge el tricógino. No encontré información sobre si es una hifa que tiene sus propios núcleos o si solo actúa como un tubo de transporte. Aquí lo represento sin núcleos, pero siempre puedes argumentar en contra. Las hifas envolventes también pueden surgir de las hifas vegetativas circundantes al ascogonio en *N. crassa* (*Bistis et al.* 2003).

3.2.2. La naturaleza de los anteridios y ascogonios en ascomicetos heterotálicos.

En muchas partes de mencionan a los **anteridios y ascogonios como "estructuras sexuales haploides"** (*SHARMA AND KRAMER* 2018). Eso hace referencia a que ambos son **estructuras multicelulares**. En principio eso significa que ambos son una suerte de "hifas" modificadas todas juntas, hechas de células multinucleadas. Vale, y… las células de esas hifas, ¿están igualmente septadas como ocurre en la mayoría del micelio?

Pues esa es la duda que me perturba. He intentado buscar de los anteridios y, salvo que es como mínimo una hifa especializada en una estructura sexual masculina (*DEBUCHY ET AL.* 04/30/2014), no he hallado información de que sea una estructura con células aseptadas. Al menos (*ПЕСКОВА AND ОРИНЕНКО* 2023) confirman que sí es multicelular.

Según el clásico de (*REECE ET AL.* 2015), el ascogonio es cenocítico. Esto es, hecho de células multinucleadas aseptadas, pero yo creo que eso se refiere a que es "funcionalmente cenocítico".

¿Por qué? Pues porque cada célula septada de las hifas vegetativas ("normales") del micelio tiene un poro central en su septo que la conecta con otra célula (*STEINBERG ET AL.* 12/2017). Estos **poros septales** permiten el viaje de distintos organelos entre células, lo que ya se puede interpretar como una "pseudofusión" de material celular entre células (eventualmente también del citoplasma), a pesar de los septos [43].

Eso haría que las células multinucleadas sean funcionalmente cenocíticas (comparten citoplasma, organelos y potencialmente núcleos entre ellas mediante los poros), pero no son "verdaderamente cenocíticas" al tener septos. **En *N. crassa*, las hifas del ascogonio están septadas**, según (*LICHIUS ET AL.* 08/10/2012). Y también ocurre lo mismo con las hifas del protoascocarpo que luego envuelven al ascogonio. Y asumo que ocurre lo mismo con el ascocarpo final.

Ilustración 39. (*KABU CHI* 08/08/2025 Aug 8).

[43] Asociados a esos poros existen unos peroxisomas especializados, los **cuerpos de Woronin**, que seguro verás en algunos artículos, que básicamente sellan esos poros septales en caso de daño a las células, para evitar que el citoplasma se salga por los poros (*MOURIÑO-PÉREZ* 05/2013; *LAZAROW* 2016; *STEINBERG ET AL.* 12/2017). Lo puedes ver como un mecanismo para evitar que una hifa dañada "se desangre"

Sigamos. Los gametangios (anteridios y ascogonios), como estructuras multicelulares, derivan de la punta de una hifa asexual (esto es, un "pedazo" terminal de una hifa se convierte en gametangio, véanse ilustraciones 37 y 38). En el clado Peronosporomycetes (no son ascomicetos por si acaso) también puede ocurrir subterminalmente (no necesariamente la punta terminal de la hifa, sino algún pedazo cercano al extremo final de la hifa) o intercalarmente (cualquier porción de cualquier hifa) (*SANDLE* 2014) [44].

Los ascogonios son multicelulares, los anteridios en cambio pueden tener alternativas unicelulares (Ilustración 40). En esos casos, ya no hablamos de anteridios como las estructuras multicelulares haploides, los "verdaderos anteridios". En algunas especies de Pezizomycotina, como *N. crassa* o *Botrytis cinerea*, se generan los **microconidios** (te acuerdas que los mencioné en la parte de la reproducción asexual, ¿no?), que actúan como "anteridios", o, mejor dicho, como células espermáticas unicelulares que irán a los ascogonios (*FUKUMORI ET AL.* 10/2004).

En estudios con *N. crassa* y *Bombardia lunata* (ahora denominada *Schizothecium fimbriatum*), se vio que sus microconidios y también los macroconidios secretaban feromonas que atraían a los tricóginos de los ascogonios (*BISTIS* 04/1998). Otros ascomicetos no generan ninguna de esas ~~mamadas~~, en cambio crean unas cosas llamadas "**oidios**" (sinónimo de artroconidios, creo que lo expliqué ya anteriormente).

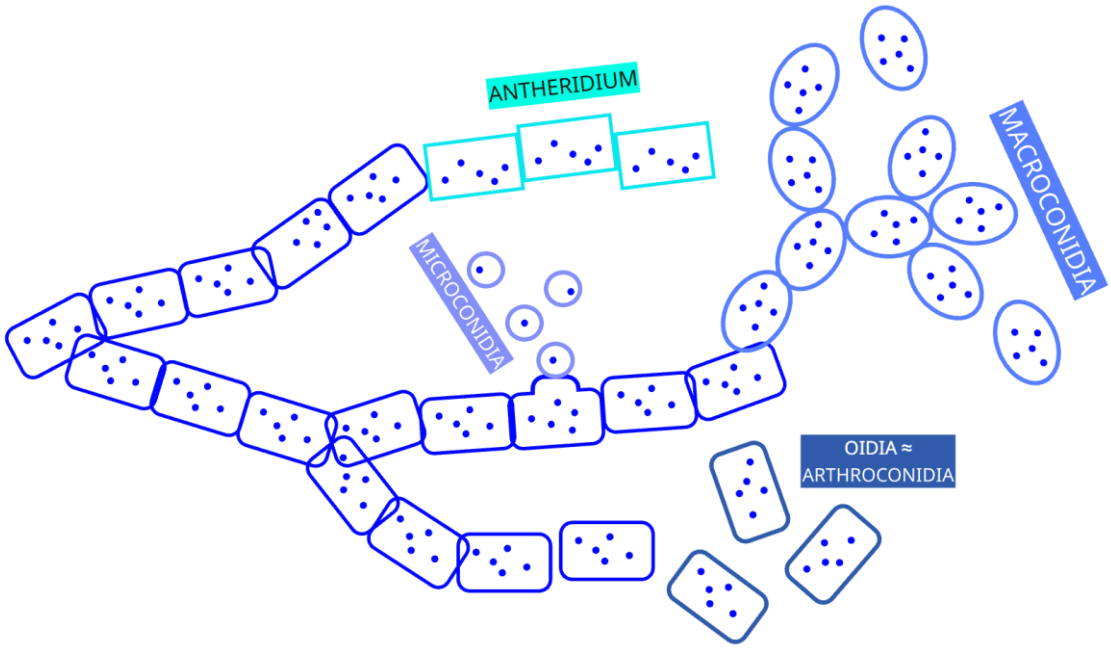


Ilustración 40. **Las alternativas unicelulares de los anteridios**. Principalmente los microconidios unicelulares en *N. crassa*. Este esquema está basado en *N. crassa* como un ejemplo general. Los oidios funcionan como anteridios unicelulares sexuales en *Ascobolus stercorarius*. Los macroconidios en *N. crassa* y ciertos dermatófitos se dice que son "multicelulares" porque forman ramas septadas, donde cada célula al separarse se convierte en macroconidio independiente. Los macroconidios no tienen un papel en la reproducción sexual e idealmente no actúan como anteridios

[44] Sí… lo que pasa es que estaba olvidando que Peronosporomycetes (que es sinónimo de Oomycetes) (*KRINGS ET AL.* 05/20/2011) no es un grupo de los ascomicetos y tuve que reescribir muchas cosas porque me estaba basando en ese artículo. Y me dio floja eliminar esa parte que me había tocado investigar. ¿Puede aplicar lo dicho ahí a los ascomicetos? Quién sabe…

unicelulares, pero se ha visto en *N. crassa* y *B. lunata* (*S. fimbriatum*) que liberan feromonas sexuales para atraer a los tricóginos, así que (*Bistis* 04/1998; *Fukumori et al.* 10/2004).

Ten en cuenta que este diagrama está basado en *N. crassa* (*Leeder et al.* 06/16/2011; *Ruger-Herreros and Corrochano* 01/06/2020; *Griffiths and McCluskey* 07/03/2025 Jul 3). En otros ascomicetos las estructuras pueden tener formas diferentes, sobre todo los conidióforos de los conidios. Eso me recuerda: aquí represento a los macroconidios como septados, pero esa septación ocurre gradualmente: primero se forman hifas "aéreas" que van desarrollando septos que son los que delimitan los futuros macroconidios, hasta que finalmente estos se liberan (*Ruger-Herreros and Corrochano* 01/06/2020). Es a todo ese conjunto de hifas aéreas en septación lo que se llama "conidióforo".

¿Puede un individuo, de ser el caso, tener anteridios hifales, microconidios, macroconidios y oidios al mismo tiempo? Por supuesto. Esto es solo un esquema. El micelio de un individuo en la realidad es mucho más grande y ramificado.

En *Ascobolus stercorarius*, los oidios de un individuo MAT, cuando entran en contacto con el micelio de otro individuo MAT (por supuesto, que su locus MAT sea diferente, para que sean compatibles), induce la formación de ascogonios en el segundo individuo, con tricógenos que reciben a los oidios. Esto es interesante. ¿Son los oidios los inductores de la formación de ascogonios? Eso todavía no se ha logrado demostrar (*Bistis* 04/1998).

Una cosa interesante que menciona el artículo de (*Bistis and Raper* 10/1963), es que, si en vez de oidios se usan pedazos de hifas (llamémoslas "hifas sueltas") y se las coloca cerca de un micelio maduro, parece que las hifas del micelio maduro emiten alguna feromona o algo, que dilata los extremos apicales de las hifas sueltas, considerándose esos extremos como "anteridios". Luego, surgidos los "anteridios", estos inducen la creación de los ascogonios en el micelio maduro.

Entonces, ¿los anteridios que inducen a los ascogonios, son inducidos por las hifas que precederán a los ascogonios? Ese mecanismo también parece ocurrir con los oidios: al acercarse al micelio maduro, ese micelio secretaría algo que induce a los oidios a actuar como las esporas masculinas sexuales, induciendo luego la creación de ascogonios en el micelio (*Bistis and Raper* 10/1963).

Ilustración 41. *Ascobolus stercorarius*, cuerpos fructíferos (ascocarpos). Puse esta imagen porque no encontré fotografías de los oidios XDDD. Image source: (*Gelpi* 09/17/2016b Sep 17).

Colguémonos del hecho de que **la mayoría de hongos filamentosos** (los que forman hifas, como muchos ascomicetos) **heterotálicos son hermafroditas**. Sí, malditamente hermafroditas. En el sentido de que **son capaces de generar tanto anteridios como ascogonios** en el mismo individuo (*Bennett and Turgeon* 10/14/2016; *Wilson et al.* 12/15/2021; *Legner*) (Ilustración 42).

Es fácil entenderlo en las plantas, pero en hongos es un poco más difuso. Un modo simple de verlo es que en las hifas de un individuo pueden desarrollarse anteridios y ascogonios a la vez, distanciados entre sí en las hifas, no "combinados en un mismo órgano" como sucede con las flores de plantas hermafroditas.

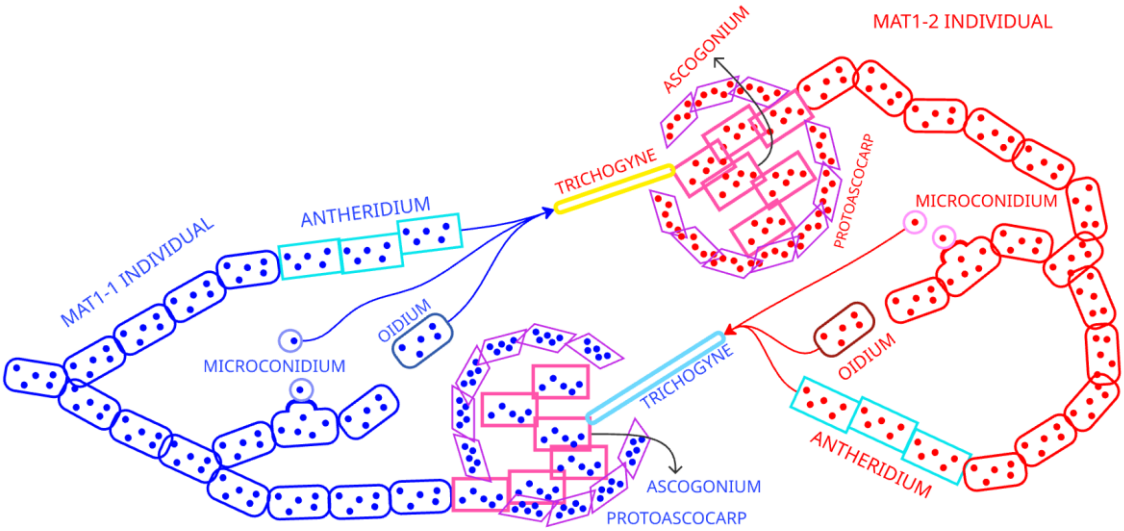


Ilustración 42. En **ascomicetos hermafroditas heterotálicos**, una misma hifa de un individuo puede albergar anteridios y ascogonios. Recordemos que en ascomicetos heterotálicos, la estructura masculina (anteridio) solo podrá aportar núcleos a la estructura femenina del otro individuo de sistema MAT distinto, y viceversa. Nada más fíjate en las flechas que he dibujado. No puede ocurrir autofecundación (por ejemplo, que el anteridio de MAT1-1 fecunde al ascogonio de ese mismo individuo MAT1-1).

Es importante no confundir las cosas. "**Heterotálico**", en el contexto de hongos, es una especie en la cual dos especies pueden reproducirse sexualmente si son de sistemas de emparejamiento distintos, ya dijimos que son MAT1-1 y MAT1-2. "Heterotálico" también significa que no puede ocurrir autofecundación (por eso se les dice también "auto incompatibles").

"**Hermafrodita**" significa que un organismo tiene órganos sexuales masculinos y femeninos "presentes en el mismo individuo", en las plantas se entiende como las flores bisexuales toda extrañas en las que los órganos de los dos sexos están ahí mismo juntos. En los ascomicetos y otros hongos, el hermafroditismo a mi parecer significa que, en un individuo, una hifa puede desarrollar ascogonios y anteridios en la misma hifa (Ilustración 44).

Eso es distinto de "**monoico**": organismos que desarrollan órganos masculinos y femeninos en el mismo individuo, pero separados espacialmente. En plantas, significa que las flores masculinas están distanciadas de las femeninas, no combinadas como en las hermafroditas.

¿Eso qué puede significar en hongos? Pues pienso que se refiere a que, en un mismo individuo, una hifa puede desarrollar solo anteridios, otra hifa solo ascogonios… o por

extensión, que “unas zonas” del micelio tengan solo anteridios, y “otras zonas” del micelio tengan solo ascogonios. Claramente pareciera que el individuo es “hermafrodita”, pues “el mismo individuo tiene anteridios y ascogonios a la vez”, la diferencia estaría en que esas estructuras no se combinan en las hifas individuales (Ilustración 44).

No hay muchos reportes de ascomicetos monoicos, parece que la mayoría son hermafroditas en el sentido que lo expliqué anteriormente. Un caso representativo de ascomiceto monoico es *Stigmatomyces*, de la clase Laboulbeniomycetes, pero no sé si a nivel de hifas o a nivel de zonas en el micelio.

Finalmente, tenemos a los organismos “**dioicos**”, que es más fácil de comprender: organismos en donde un individuo solo tiene un órgano de un sexo. Es macho o es hembra. En ascomicetos, un representante dioico es *Amorphomyces*, también de la clase Laboulbeniomycetes (*DUBE* 2013).

Ilustración 43. (*MAC_STAR* 08/26/2025 Aug 26).

Ok, puede haber confusión entre los términos “heterotálico” y “hermafrodita”. Que los ascomicetos sean mayoritariamente “heterotálicos hermafroditas” significa que: un individuo MAT1-1 puede generar anteridios y ascogonios, y el otro MAT1-2 hace lo mismo. Los anteridios de MAT1-1 fecundarán a los ascogonios de MAT1-2, y viceversa (Ilustración 42). Pero como son heterotálicos, nunca ocurrirá la autofecundación: que los anteridios de MAT1-1 fecunden a los ascogonios del mismo individuo MAT1-1, por ejemplo. Eso es algo que ocurre en el homotalismo (Véase Ilustración 44).

“Heterotalismo” solo hace referencia a la necesidad de que dos individuos sean de diferente identidad MAT para llevar a cabo la reproducción sexual, no tiene que ver con el hermafroditismo o la ausencia de este. Un hongo puede ser monoico y ser heterotálico, o incluso ser hermafrodita y no heterotálico, sino homotálico.

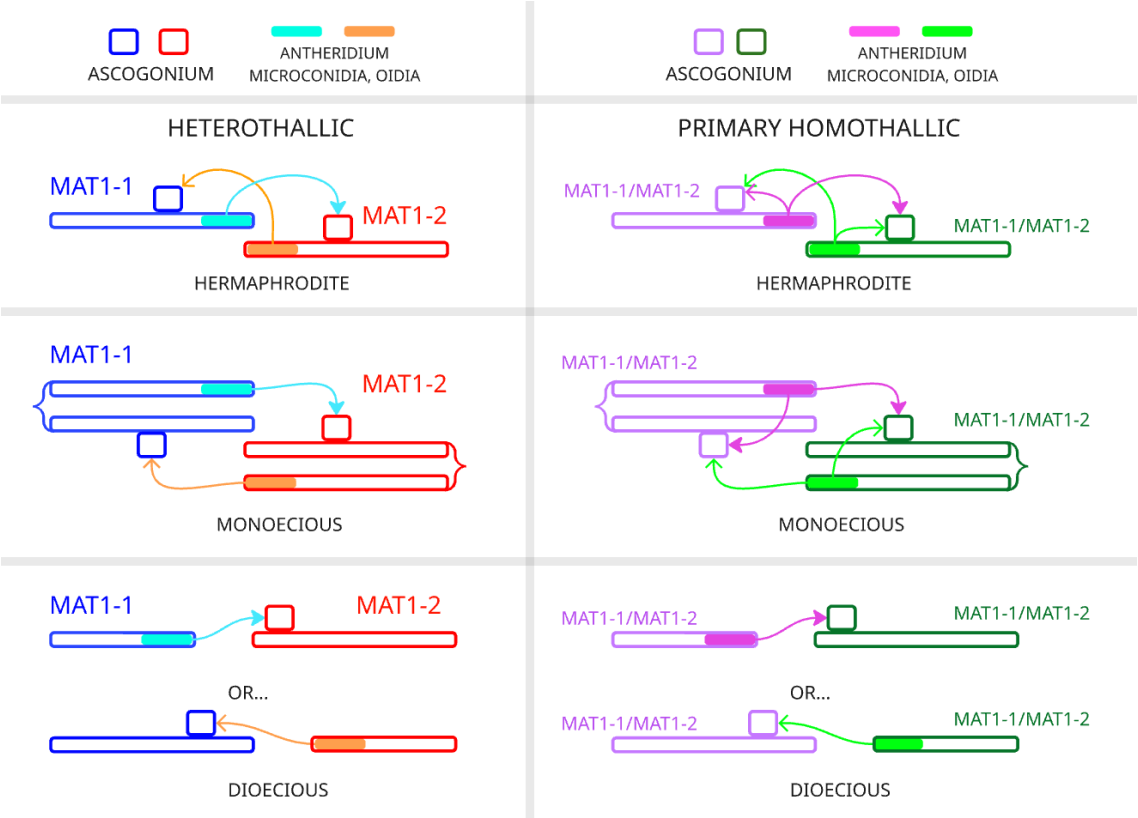


Ilustración 44. **Heterotálico no es sinónimo de hermafrodita**. Heterotalismo es meramente la condición de que, para llevar a cabo la reproducción sexual, dos individuos deban ser de distinta identidad MAT. De ahí, pueden ser hermafroditas (un individuo tenga ascogonios y anteridios (o las alternativas unicelulares de los anteridios) al mismo tiempo, en las mismas hifas), monoicos (ascogonios y anteridios o sus alternativas en el mismo individuo, pero repartidos en diferentes hifas o talos, esto es, una hifa o talo tiene solo anteridios, la otra solo ascogonios, no los dos a la vez), o dioicos (un individuo solo desarrolla anteridios, y el otro solo ascogonios).

Esto de qué estructuras sexuales desarrollar no tiene nada que ver con el tipo de identidad MAT. Un individuo dioico MAT1-1 puede desarrollar anteridios o bien ascogonios, según la estructura que desarrolle la pareja. El asunto con los homotálicos primarios es básicamente el mismo, aunque yo creo que solo existen homotálicos hermafroditas.

Quizás te inquiete que están todos señalados como "MAT1-1/MAT1-2". Los homotálicos primarios o verdaderos de hecho tienen los dos tipos de identidad MAT al mismo tiempo, por eso pueden autofecundarse consigo mismos, porque no tienen esa necesidad de encontrar "a otro individuo con una identidad MAT distinta". Ya explico sobre los homotálicos más adelante en "Las otras alternativas al heterotalismo".

Por supuesto, recuerda que, en el tema de los anteridios, la misma dinámica ocurre si los cambias por sus alternativas unicelulares, microconidios u oidios (Ilustración 40). Recordemos a *Ascobolus stercorarius*, que el pobre también es hermafrodita (*BISTIS AND RAPER* 10/1963). En resumen, se teorizó que un micelio maduro emite alguna feromona que estimula los oidios o bien forma anteridios en trozos de hifas sueltas, y hecho eso, los anteridios inducen la formación de ascogonios en el micelio maduro.

Pero como es hermafrodita, podemos imaginar el escenario con dos individuos (micelios) maduros como tal: MAT1-1 y MAT1-2. El MAT1-1 emite oidios que van al MAT1-2 y ocurre toda esa cosa (MAT1-2 libera alguna feromona que activa los oidios de MAT1-1, y luego

estos inducen los ascogonios en MAT1-2); y *viceversa*: el MAT1-2 también crea sus oidios que van al MAT1-1 y ocurre lo mismo.

Entonces, sí, para el caso de heterotálicos hermafroditas, se generan anteridios y ascogonios en un mismo individuo, pero, ¿es a la vez en una pareja sexual? Piensa en lo dicho con *Ascobolus stercorarius*. ¿Qué estructura sexual de cuál individuo induce primero a la estructura sexual del otro individuo? ¿Los oidios debían ser "preexistentes" para la creación de ascogonios en el otro individuo? ¿Ocurrirá lo mismo con microconidios o anteridios, en otras especies de ascomicetos? ¿Habrá casos en los que ocurra al revés, con los ascogonios existiendo primero o a la vez? ¿Será el mismo mecanismo subyacente para los casos de ascomicetos monoicos o dioicos?

Ilustración 45. (*DeepStudio*).

3.2.3. La plasmogamia en ascomicetos heterotálicos.

En fin, regresemos de nuevo a lo que nos interesa. En el ascogonio, la hifa que recibe los núcleos del anteridio es el **tricógino**, que es prolongado. Es una analogía a los espermatozoides (núcleos de los anteridios) que entran al útero (ascogonio) (*Boddy* 2016; *Fuad and Ammari*) (Ilustraciones 38 y 42). Puede haber más de un tricógino, y también reciben microconidios, macroconidios, oidios o pedazos de hifa activados (*Bistis and Raper* 10/1963; *Bistis* 04/1998; *Debuchy et al.* 04/30/2014).

En *N. crassa*, el tricógino aparece cuando ya se ha formado el **protoascocarpo o protoascoma** alrededor del ascogonio (*Wilson et al.* 12/15/2021). Es más exacto decir "cuando las hifas envolventes rodean al ascogonio", porque el protoascocarpo es el conjunto del ascogonio más esas hifas envolventes… (véase Ilustración 38).

Eventualmente ocurre la **plasmogamia**: **se la puede definir como la fusión de los citoplasmas de las células del anteridio con las del ascogonio, pero no sus núcleos**. En términos más simples, y considerando que los gametangios (anteridio y ascogonio) son vistos como estructuras haploides (lo que da a entender erróneamente que son células únicas), la

plasmogamia es la fusión del anteridio con el ascogonio, tal que sus núcleos no se fusionan todavía (Ilustración 48).

El principio puede variar, por ejemplo, si en vez de anteridios están sus alternativas unicelulares (Ilustración 40). Los microconidios que son uninucleados entonces ahí qué pasa, ¿un solo núcleo del microconidio se juntará espacialmente con el puñado de núcleos del ascogonio? Nah, qué va. Recordemos que el protoascocarpo que envuelve al ascogonio puede generar más de un tricógino, perfecto para recibir más microconidios.

Ilustración 46. (*FZTT* 04/17/2025 Apr 17).

El problema de describir a la plasmogamia como "fusión de anteridio con ascogonio sin fusión de núcleos" es que hace imaginar que ambos son una sola célula, muchas veces con un solo núcleo (y eso es un error). Y así se hace más simple entender lo que sucede luego: la formación de la **"célula dicariótica con dos núcleos"**. Esta célula dicariótica será la que originará luego varias hifas dicarióticas.

Pero la realidad es más complicada: anteridios y ascogonios como estructuras multicelulares septadas [45] (anteridios pueden ser unicelulares, pero, en fin), cada célula multinucleada. Significa que cuando el anteridio y el ascogonio se fusionan en la plasmogamia, el resultado es una estructura con muchos núcleos dentro, no "solo dos". **El verdadero resultado es una estructura multicelular dicariótica**, en la que "dicariótico" significa "que alberga dos tipos de núcleos genéticamente distintos", no "que solo hay dos".

Pero es que, además, **decir que "los citoplasmas del anteridio y del ascogonio se fusionan" también parece ser un error en sí**. Más bien, **lo que ocurre** en la plasmogamia **es que el anteridio transfiere sus núcleos al ascogonio**. (Ilustraciones 47 y 48). ¿Qué ocurre con el

[45] No estoy seguro de que las células que conforman al anteridio multicelular estén septadas, como ocurre con los ascogonios en *N. crassa*.

anteridio como estructura? Vete a saber. La IA de Google y ChatGPT ladran que se degrada, pero no he encontrado fuentes.

Según (*Muiz*), los núcleos se transfieren y también ocurre fusión, pero de los citoplasmas. Eso, ¿significaría que el citoplasma de las células del anteridio pasa a mezclarse con el citoplasma de las células del ascogonio? Ahí tendría cierto sentido, pues solo se mezcla citoplasma y núcleos, no "todo el anteridio" literalmente.

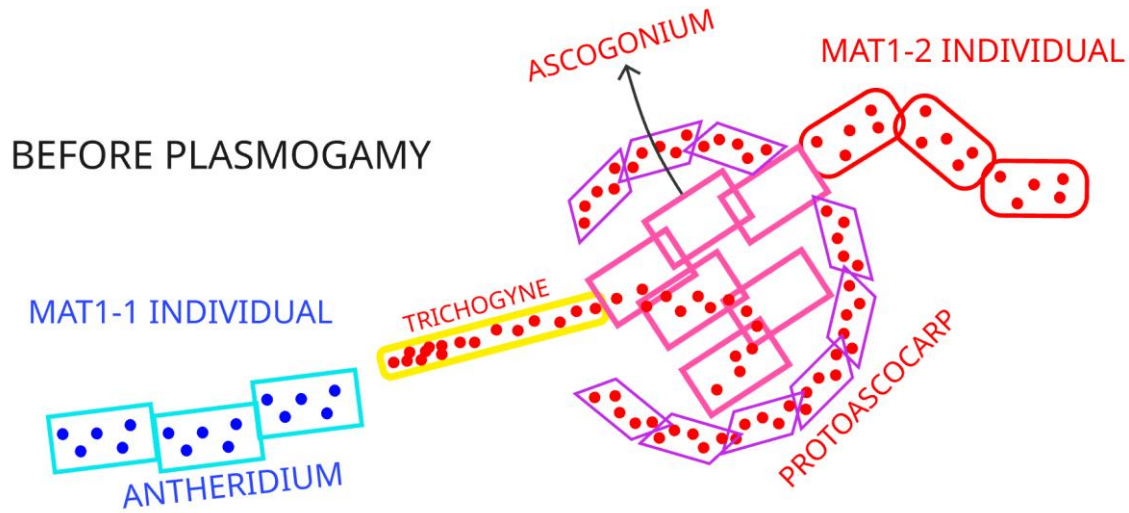


Ilustración 47. **Antes de que ocurra la plasmogamia**, el anteridio (o cualquiera de sus alternativas unicelulares) deben establecer contacto con el tricógeno del ascogonio. En (*Brun et al.* 10/31/2021) se explica con más detalle este proceso, pero, en resumen, los núcleos del ascogonio migran al tricógino y se acumulan, especialmente en la punta.

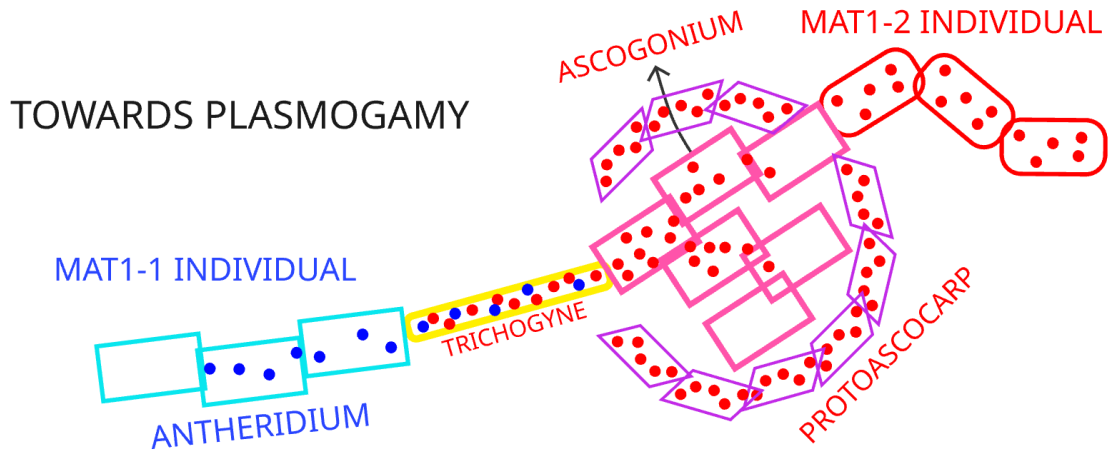


Ilustración 48. **Hacia la plasmogamia**. Según (*Brun et al.* 10/31/2021), una vez el tricógino contacta con el anteridio, los núcleos deben migrar hacia el ascogonio. Los núcleos del ascogonio, que estaban en el tricógeno, también regresan al ascogonio. El movimiento de ambos núcleos en *N. crassa* es diferente y tiene sus particularidades. Parece ser algo muy coordinado. Recomiendo leer el trabajo de (*Brun et al.* 10/31/2021) para más detalles.

En teoría, esto implica también que el citoplasma del anteridio se mezcle con el del tricógino, que forma parte del ascogonio. Nota que los núcleos no se fusionan todavía. Esto es una "fusión de citoplasmas del anteridio y ascogonio (tricógino) sin unión de núcleos". Por eso se dice que la plasmogamia ya ocurre en el tricógino. Aunque yo diría que la plasmogamia termina, cuando todos los núcleos anteridiales están ya repartidos en el ascogonio.

¿Y luego? Pues fíjate que muchos esquemas te representan al ascogonio como una bola enorme, llena de núcleos de dos colores, una parte son núcleos del ascogonio y la otra parte son los núcleos del anteridio. Pero adivina qué, esa interpretación también es errónea, porque otra vez da a entender que el ascogonio es una única célula gigantesca multinucleada.

Como se vio en *N. crassa*, el ascogonio es multicelular septado, y seguro cada célula tiene muchos núcleos dentro, como ocurre con las otras células del micelio vegetativo o "normal". Cuando ocurre la plasmogamia, los núcleos de las células del anteridio se reparten entre estas células del ascogonio. Entonces, no es que se genere "una célula dicariótica", sino que las células multinucleadas del ascogonio se vuelven dicarióticas al albergar los núcleos de las células del anteridio (Ilustración 49).

En ascomicetos heterotálicos, la plasmogamia se interpreta como la fecundación, que da inicio a la fase dicariótica (*LICHIUS ET AL.* 08/10/2012). Una vez ocurre la plasmogamia, a las células multinucleadas dicarióticas del ascogonio las podemos llamar "Células Dicarióticas Ascógenas Primarias" (Ilustración 49). Estas empezaran a dividirse y crear hifas dicarióticas o ascógenas (*LICHIUS ET AL.* 08/10/2012). Esto marca la formación del ascocarpo (Ilustración 50).

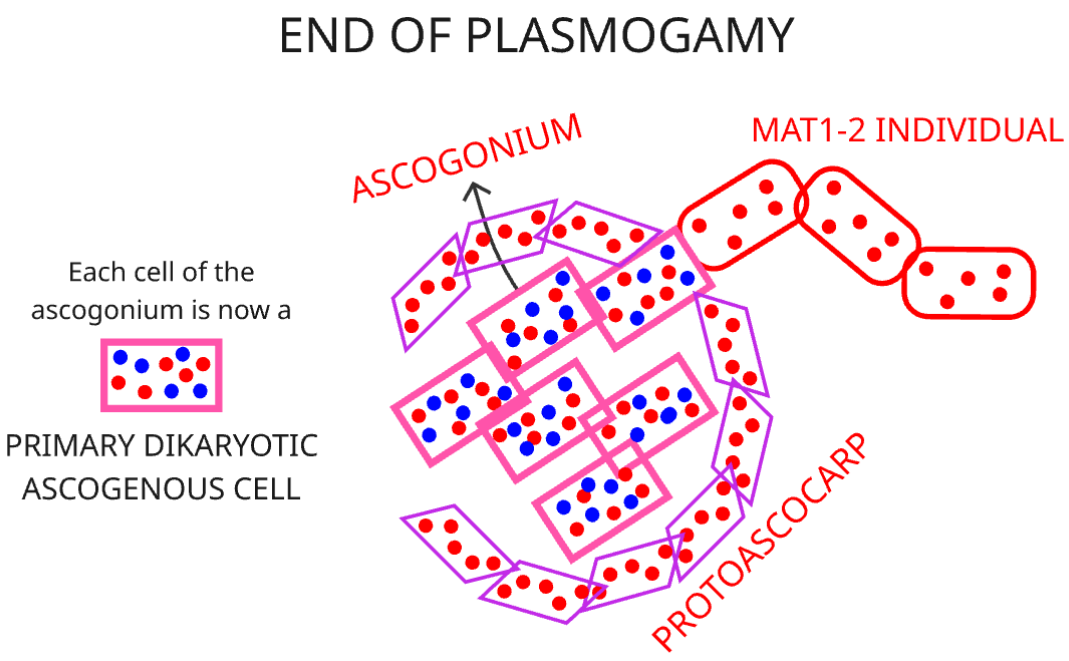


Ilustración 49. Una vez termina la plasmogamia, se dice que el ascogonio ha sido fecundado. Esto supone que los núcleos del anteridio ya se han repartido en el citoplasma de las células del ascogonio. Ahora las células ascogónicas se pueden denominar como "Células Dicarióticas Ascógenas Primarias". Dicarióticas, porque albergan dos tipos distintos de núcleos (los suyos propios, en este caso MAT1-2 en rojo, y los MAT1-1 del anteridio, en azul).

"Oye, una preguntita: ¿por qué hay más núcleos anteridiales en este diagrama que los que había en el anteridio en el diagrama anterior?" Pues ~~porque son meros gráficos representativos weon/a~~, porque incluso si solo entraran pocos núcleos anteridiales (como en el caso de los microconidios, que solo tienen un núcleo), estos pueden dividirse en el ascogonio (así ocurre en *Helminthosporium sativum*, actualmente *Cochliobolus sativus*) (*VAN WARMELO* 12/04/1971).

Las hifas dicarióticas son las que forman el micelio dicariótico que dará origen a los ascos. Como tal, están hechas de células con estrictamente dos núcleos, uno del ascogonio y otro del anteridio (*Chaube and Pundhir* 2022). Podemos verlo como que las hifas dicarióticas, cuando van surgiendo de las "Células Dicarióticas Ascógenas Primarias", van "repartiendo" sus núcleos en pares en sus células. Eventualmente las "Células Dicarióticas Ascógenas Primarias" desaparecen (Ilustración 50).

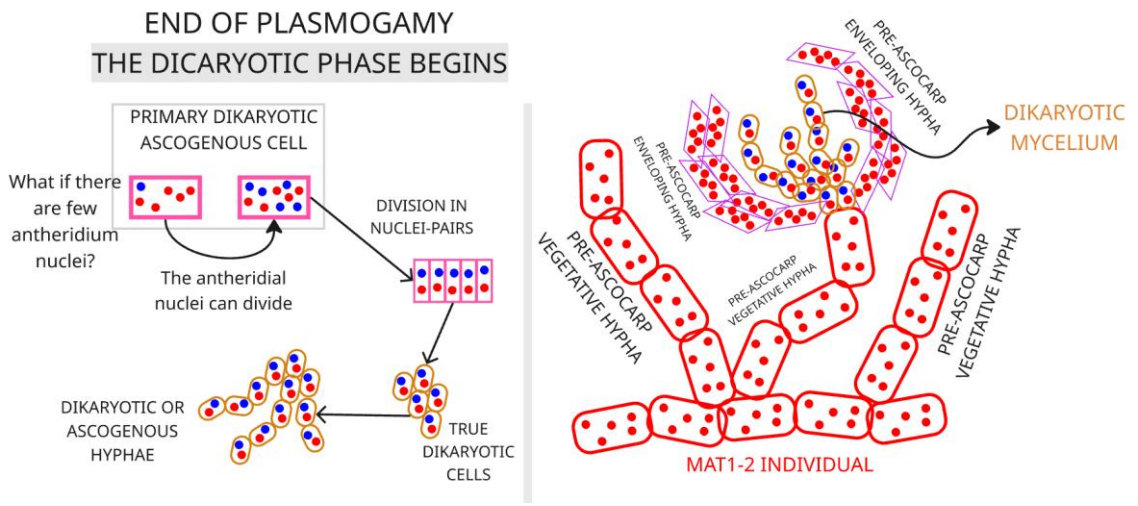


Ilustración 50. Lado izquierdo: las Células Dicarióticas Ascógenas Primarias que conformaban el ascogonio empiezan a dividirse tal que reparten los núcleos MAT1-1 y MAT1-2 en pares dicariontes (de diferente tipo), creando así las Células Dicarióticas Verdaderas de las hifas dicarióticas o ascógenas. Este modo de división está inferido del gráfico 2 de (*Debuchy et al.* 04/30/2014).

Según ese mismo trabajo, las Células Dicarióticas Verdaderas hacen unas pocas divisiones más, antes de que las Células Dicarióticas Verdaderas terminales (las que se ubican en los extremos de las hifas dicarióticas) empiecen la formación de los croziers, unas estructuras que precederán a la creación de los ascos.

Total, que así ocurre la **transición de las Células Dicarióticas Ascógenas Primarias que conforman el ascogonio, al micelio dicariótico** (lado derecho).

Nota que el paso del protoascocarpo al ascocarpo, puede dividirse en dos partes: el origen del micelio dicariótico, y la formación de la parte estéril, estructura o "cuerpo" del ascocarpo. Las hifas envolventes participan en la creación del ascocarpo maduro que envolverá al micelio dicariótico, pero también participarán las hifas vegetativas que estén cercanas (lado derecho).

3.2.4. La creación del ascocarpo.

Solo el micelio dicariótico es, en efecto, dicariótico. Pero el **ascocarpo** (otros sinónimos: **ascoma**, "**ascomata**" para el plural) también está hecho de otras células. En *N. crassa*, recordemos que primero existía la fase ascogonial (que era simplemente la formación del ascogonio, Ilustración 37) y luego la protoascocarpal (protoperitecial en *N. crassa*).

En la fase protoascocarpal, las hifas envolventes multinucleadas septadas envuelven al ascogonio, y surgen tanto del mismo ascogonio, como también de las hifas vegetativas circundantes (*Bistis et al.* 2003) (Ilustración 38).

Una vez entrado a la fase protoascocarpal, el ascogonio daba origen al tricógino, encargado de pasar los núcleos del anteridio al ascogonio (en el marco de la plasmogamia)

(*BRUN ET AL.* 10/31/2021) [46] (Ilustraciones 38, 47 y 48). Cuando las células multinucleadas del ascogonio ya recibían los núcleos del anteridio, se convertían en Células Dicarióticas Ascógenas Primarias (Ilustración 49), que luego iban dividiéndose y repartiendo núcleos de diferente MAT en pares, creando el micelio dicariótico (Ilustración 50).

El inicio de la fase ascocarpal se define por la creación del micelio dicariótico, pero no solamente eso. Aún quedan las células de las hifas envolventes que conformaban el protoascocarpo, y otras hifas vegetativas circundantes, que son igualmente haploides, monocarióticas, multinucleadas, generalmente septadas. Dichas células podemos denominarlas como "**Células del Protoascocarpo Estériles**" (Ilustración 51).

Las Células del Protoascocarpo Estériles se convierten células pseudoparenquimáticas. Y estas células **son las que constituyen la estructura final que envolverá al micelio dicariótico**, conformando así el ascocarpo inmaduro (Ilustración 52).

El ascocarpo maduro como tal es la estructura con los ascos ya formados. Así que todo el tiempo anterior a ese momento se denomina como "ascocarpo inmaduro", o todavía como "protoascocarpo en desarrollo", depende del autor.

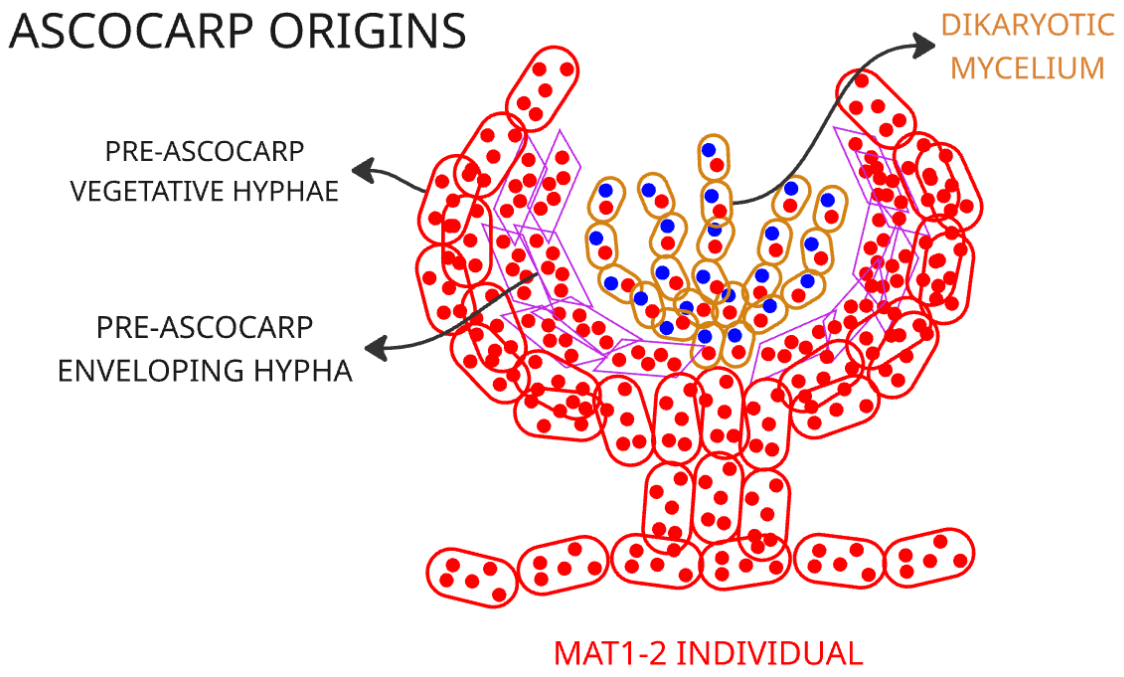


Ilustración 51. **Los inicios del ascocarpo se definen por** el origen del micelio dicariótico, y también de la transformación de las hifas envolventes y de muchas hifas vegetativas circundantes alrededor del micelio dicariótico, que son las que conformarán el cuerpo del ascocarpo, la parte que es estéril, pues solo se encargará de proteger el micelio dicariótico.

[46] Oigan, una pregunta, ¿qué pasa con el tricógino después de eso? ¿Desaparece, se degenera, forma parte de toda la estructura final?

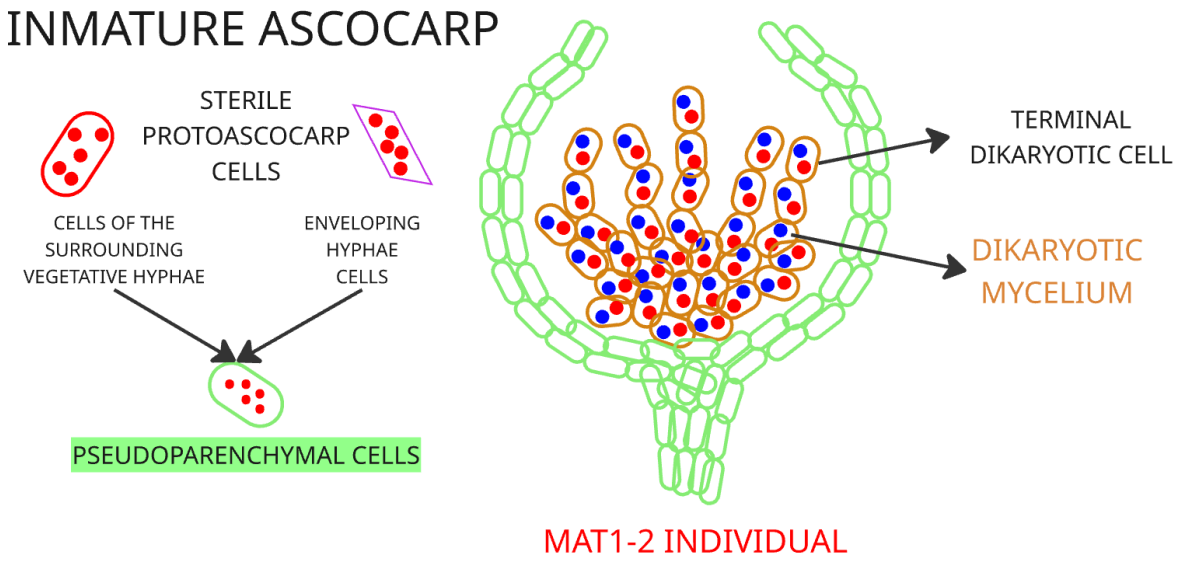


Ilustración 52. **El ascocarpo comienza a adquirir forma cuando** las células de las hifas envolventes, y también las de las hifas vegetativas cercanas (en conjunto denominadas como "Células del Protoascocarpo Estériles"), adquieren una naturaleza pseudoparenquimatosa (que, por supuesto que son multinucleadas, pero en este gráfico y los siguientes los representaré de modo simple sin los núcleos, para abaratar costos).

También en las hifas del micelio dicariótico, debemos prestar atención a las células terminales, que son las que darán origen a los ascos. El desarrollo del ascocarpo ocurre al mismo tiempo que el desarrollo de los ascos, excepto en los ascocarpos de tipo pseudotecio, ahí se desarrolla antes que los ascos (*ADAIR* 2021).

Oye, por cierto: aquí las capas de hifas estériles que conforman el cuerpo del ascocarpo están representadas como si fueran dos en el ascocarpo, pero esto es solo una representación. En la realidad son muchas más, todas compactadas, tanto que a veces ni se notan las células.

En *N. crassa* estas células pseudoparenquimáticas están bien caracterizadas. Las describo a continuación. Por cierto, un spoiler: la siguiente descripción de la estructura de un ascocarpo, la hago en base al peritecio, un tipo de ascocarpo. Ya describiré los tipos de ascocarpo más adelante:

- **Células pseudoparenquimatosas del centro**: derivan de la fusión [47] de la capa más interna de las hifas envolventes del protoascocarpo. Inicialmente están muy hinchadas en la fase protoascocarpal, pero luego se aplanan. Forman la **pared** [48] **interna del ascocarpo** (*BISTIS ET AL.* 2003), o **pseudoparénquima central** (*LORD AND READ* 04/2011) (Ilustración 53).

[47] Vale, ¿qué significa "fusión" en el contexto de las células pseudoparenquimatosas? Recordemos que son básicamente las células que formaban parte de las hifas envolventes del protoascocarpo. Cuando se dice que "se fusionan", se refiere a que sufren un cambio morfológico en el que se organizan y compactan tal que ya deja de ser obvio que forman parte de hifas. Podemos verlo como una compactación de las hifas, tal que crean una "capa parenquimatosa aparente". Aparente, porque el verdadero parénquima (en las plantas) sí es una agregación de células que rellena espacios. Pero en ascomicetos, este parénquima no es una capa, sino que son hifas compactadas. Por eso se le llama "pseudoparénquima".

[48] En muchos sitios hablan de "capas" en vez de paredes. A mí no me gusta mucho usar "capa" porque da a entender que se trata de un tejido delgado con el grosor de una célula… Lo que no se cumple siempre. Pero igual vas a ver que uso "capa" muchas veces sin querer. Considéralo un aviso.

- **Células pseudoparenquimatosas de la capa externa ascocarpal**: derivan de la fusión de la capa más externa de las hifas envolventes del protoascocarpo. Conforman la **pared externa del ascocarpo, excepto la región del cuello** (*BISTIS ET AL.* 2003). En otras especies, como las de la familia Diademaceae, a esta pared externa se le llama **peridio basal** (*SUTTON* 1999) (Ilustración 53).

  Creería que, en otras especies, el peridio se lo describe como una capa "diferente" de la pared interna pseudoparenquimatosa del ascocarpo. Al menos eso sucede con *Sordaria humana*, en la que la pared externa ascocarpal es el "peridio", y la "pared interna ascocarpal" se llama directamente "pseudoparénquima central" (*READ AND BECKETT* 02/01/1985).

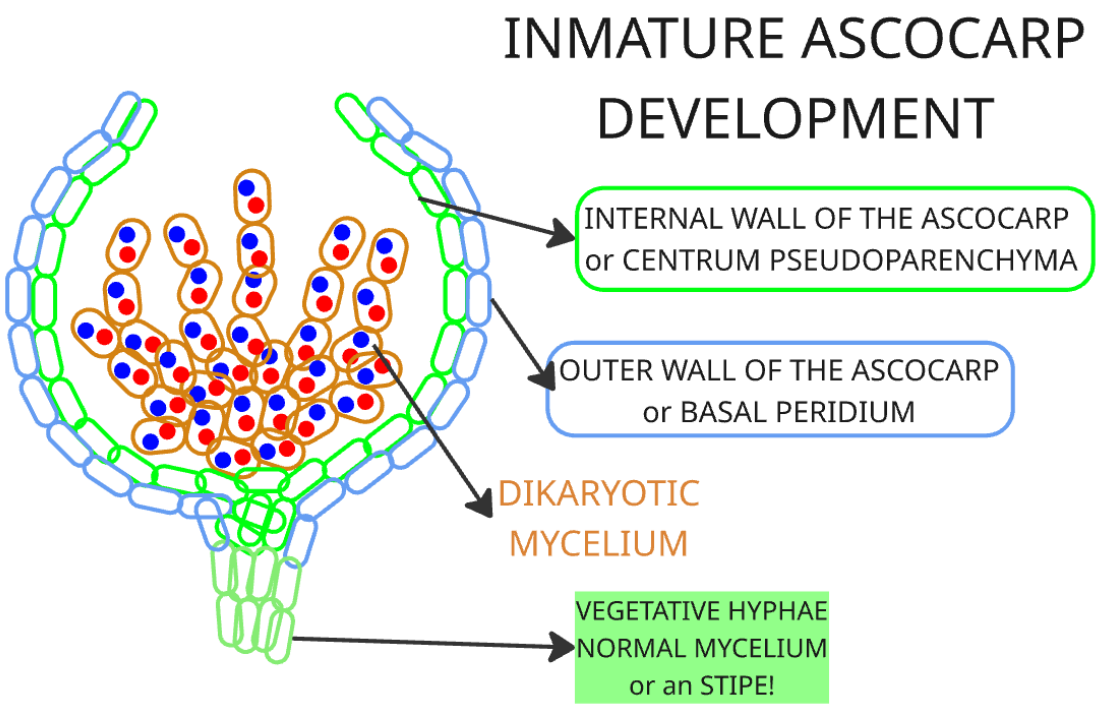


Ilustración 53. **El ascocarpo puede desarrollar dos paredes principales**: la interna o pseudoparénquima central, y la externa, o peridio basal. Estas paredes son exclusivas del ascocarpo. El resto de hifas vegetativas pueden seguir formando un micelio normal debajo del ascocarpo en formación. En algunos ascomicetos, como *Morchella*, estas hifas vegetativas crean un tronco o estípite.

Antes de continuar con otras estructuras derivadas de las células pseudoparenquimatosas, tengo que mencionar que las células dicarióticas terminales (de las hifas dicarióticas del micelio dicariótico) se convierten en **ascos**, en donde se crearán las ascoesporas (las esporas sexuales en los ascomicetos). Ya hablaré un poco más de esto después. Pero quería aclararlo prematuramente, para explicar tranquilamente lo siguiente:

Otras estructuras derivadas de las células pseudoparenquimatosas en *N. crassa* son:

- Las **paráfisis**: hifas ramificadas hechas de células multinucleadas septadas, que derivan de las células pseudoparenquimatosas del centro. Constan de paredes delgadas (*BISTIS ET AL.* 2003). En otras especies pueden ser uninucleadas (*PFISTER AND HEALY* 2021). Normalmente las células son septadas, aunque en *Absconditella* las células de las paráfisis no son septadas (*POELT* 1973).

Hay dos tipos de paráfisis: las que sobresalen directamente de la pared interna del ascocarpo (**paráfisis laterales**), y las que luego se intercalan entre los ascos (**paráfisis himeniales**) (Ilustraciones 54 y 55).

En *Sordaria humana*, se representa a las paráfisis himeniales como estructuras derivadas de las hifas ascógenas o dicarióticas del micelio dicariótico (*READ AND BECKETT* 02/01/1985)… Pero yo creo que eso es erróneo. En *Sordaria macrospora* sí se indica que el origen de las paráfisis himeniales es de las células pseudoparenquimatosas del centro (del pseudoparénquima central, que es lo mismo) (*LORD AND READ* 04/2011).

- Las **perífisis**: hifas especializadas, cortas, delgadas y ramificadas que recubren el interior del canal cervical o "cuello" del ascocarpo (la parte que conecta el interior del ascocarpo con el hueco exterior, el ostiolo). En *S. macrospora*, derivan de las células pseudoparenquimatosas del centro (*LORD AND READ* 04/2011) (Ilustración 54). Sus puntas están curvadas.

  Están hechas de células multinucleadas. Desconozco si esas células están septadas en *N. crassa* o *S. macrospora*, pero en *S. humana* las perífisis son septadas (*READ AND BECKETT* 02/01/1985; *BISTIS ET AL.* 2003).

  Luego, las perífisis van apilándose unas encima de otras, y **se diferencian en** las células que conforman la parte superior del cuello (**células del cuello superior: peridio del cuello**), de naturaleza pseudoparenquimatosa. Las perífisis parecen ser importantes para el desarrollo del cuello (*BISTIS ET AL.* 2003; *LORD AND READ* 04/2011) (Ilustraciones 54 y 56).

- **Estructuras derivadas del peridio basal (pared externa del ascocarpo)**: en base a lo que se explica con *S. macrospora* en (*LORD AND READ* 04/2011), son dos: las **células del cuello inferior**, que son las que conforman la base o parte inferior del cuello del ascocarpo; y las **hifas de flecos o células ciliadas** ("fringe cells"), que están en el exterior del peridio basal (Ilustración 54).

  En *N. crassa*, las hifas de flecos son delgadas y pueden ser ramificadas (eso da a entender que son multicelulares, no sé si multinucleadas), aunque son más cortas que los tricógenos (*BISTIS ET AL.* 2003).

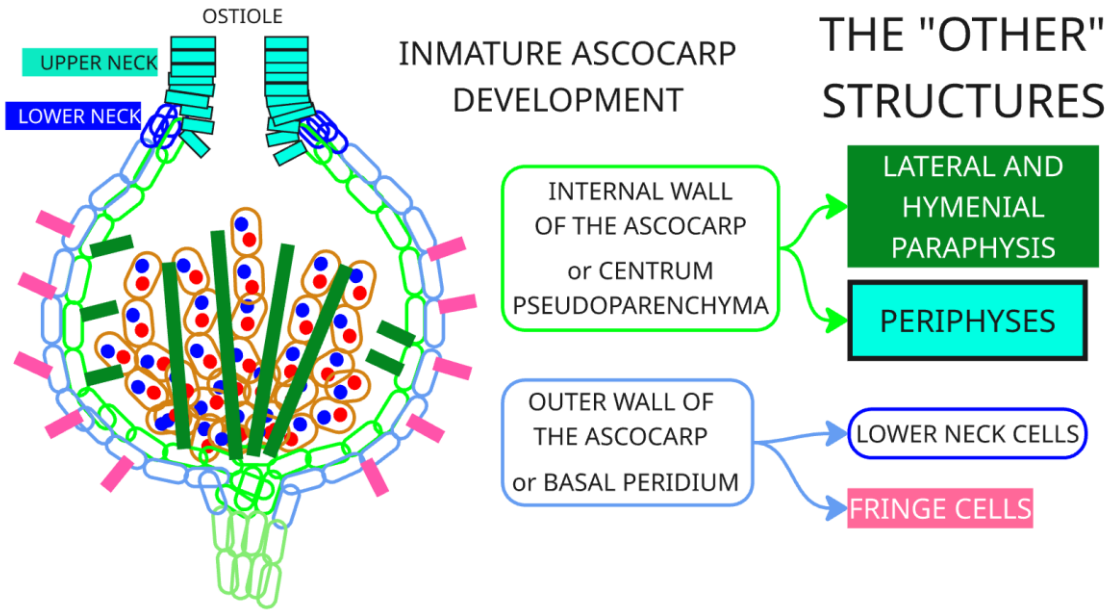


Ilustración 54. **Las otras estructuras que pueden derivar del ascocarpo tipo peritecio**. Del pseudoparénquima central surgen las paráfisis laterales e himeniales, estas últimas son las que se intercalan entre las hifas dicarióticas que portan los ascos; y las perífisis (que tienen las puntas curvadas, pero aquí no lo he representado).

El peridio basal por su parte da origen a las hifas de flecos o células ciliadas, pero más importante, a las células del cuello inferior (aquí en azul ultramar), que conforman la base para el desarrollo del cuello superior (básicamente de todo el cuello XD), que estará a cargo de las células de las perífisis.

Las perífisis van apiñándose poco a poco, las células que forman parte de las perífisis se convertirán en las células del cuello superior, que en conjunto conformarán el cuello superior o peridio del cuello (véase Ilustración 56).

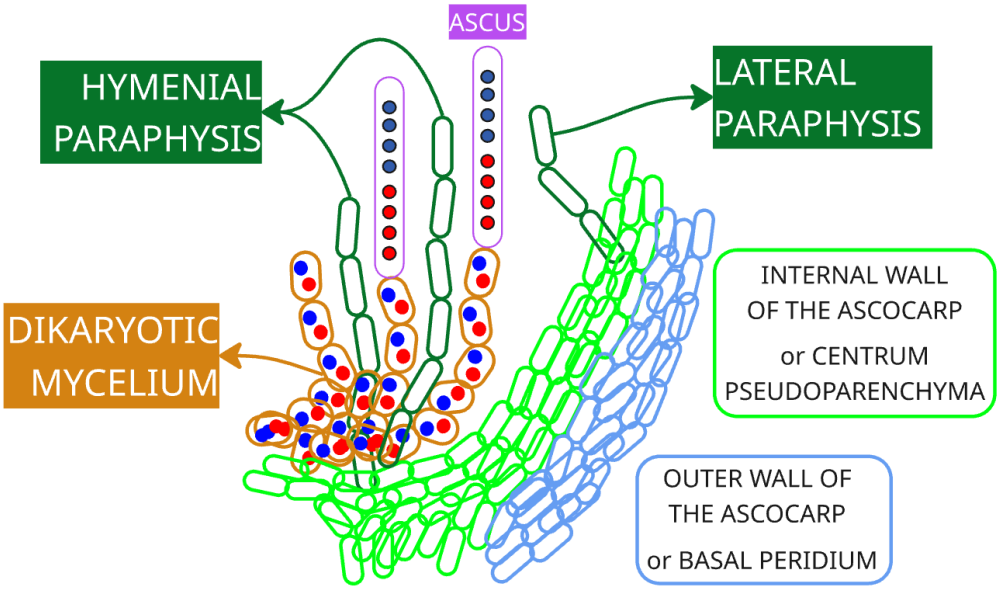


Ilustración 55. **Diagrama de la sección derecha de un ascocarpo**, donde se aprecia con más detalle la naturaleza de las paredes interna y externa (parénquima central y peridio basal, respectivamente), así como representaciones de dos paráfisis himeniales intercaladas entre las hifas dicarióticas con ascos, y una paráfisis lateral.

Una cosa: aquí y en las siguientes imágenes, los ascos están representados como si tuvieran 8 núcleos dentro con el borde negro. Eso significa que todavía no se ha desarrollado la pared que envolverá a los núcleos.

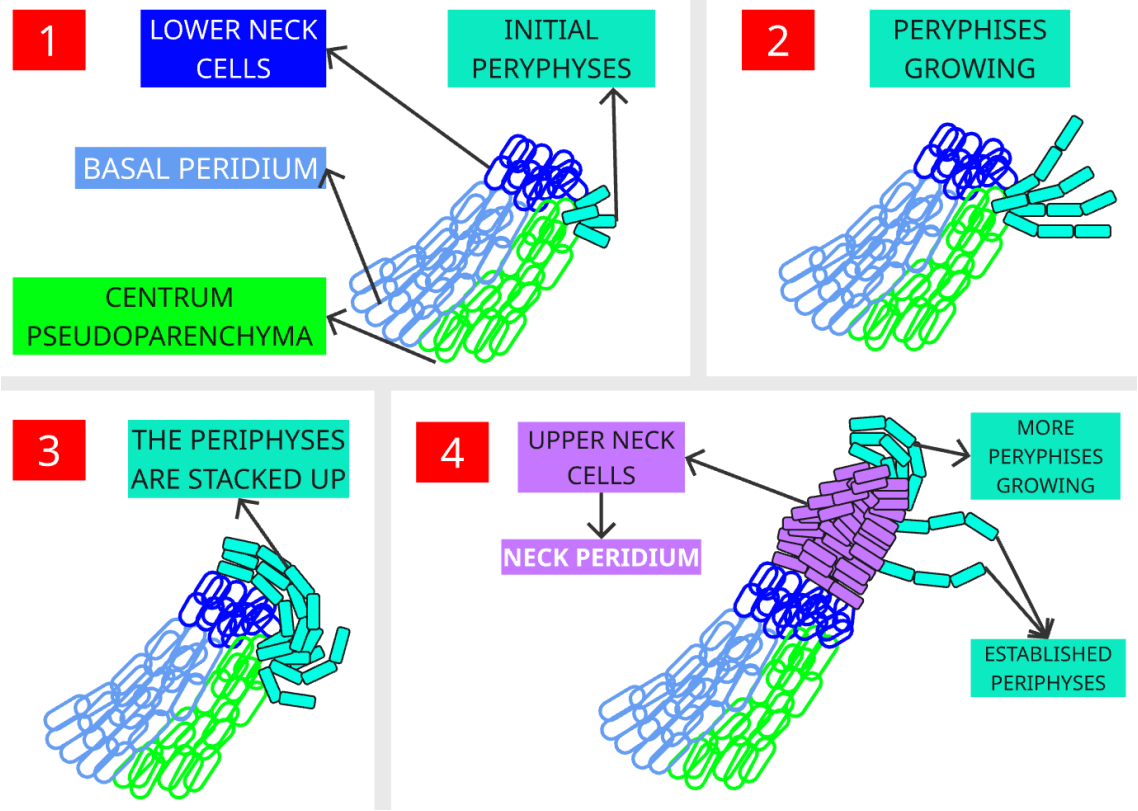


Ilustración 56. **Diagrama del lado izquierdo de una sección del cuello creciente en el ascocarpo tipo peritecio** (*esto es una interpretación personal de cómo ocurre*). En la Ilustración 54 se representaban ya las células del cuello inferior (que derivaban del peridio basal) y las perífisis (que derivaban del parénquima central).

1) El surgimiento de las perífisis del parénquima central. 2) Crecimiento de las perífisis. Nota cómo van curvándose hacia el lado de las células del cuello inferior. 3) Apilamiento de las perífisis. 4) Las células de las perífisis apiladas se convierten en células del cuello superior, que acabarán conformando el peridio del cuello o "cuello superior". Más perífisis siguen creciendo para irse apilando y seguir formando el peridio del cuello. Adicionalmente, en el cuello ya formado quedan unas perífisis establecidas.

Notas: aquí represento a las células de las perífisis horizontales mientras se apiñan, pero es solo un recurso gráfico para ilustrar el apiñamiento. En *S. humana* (y supongo que en otros hongos), las células del cuello superior son casi indistinguibles de las del peridio basal, y no hay un límite claro entre "peridio del cuello" y "peridio basal + pseudoparénquima medial" (*READ AND BECKETT* 02/01/1985).

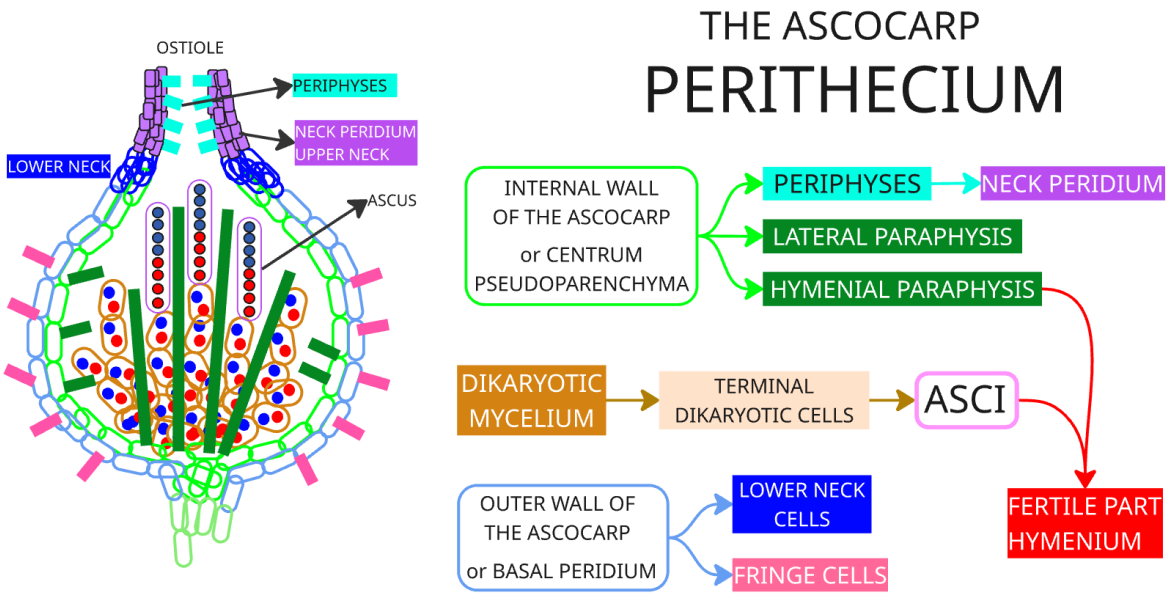


Ilustración 57. **Diagrama del ascocarpo tipo peritecio final maduro**, con los ascos desarrollados. Notar que las "Células Dicarióticas Terminales" no están representadas aquí… porque se supone que ya se han convertido en ascos. Lo explico más adelante en "Los ascos y su formación".

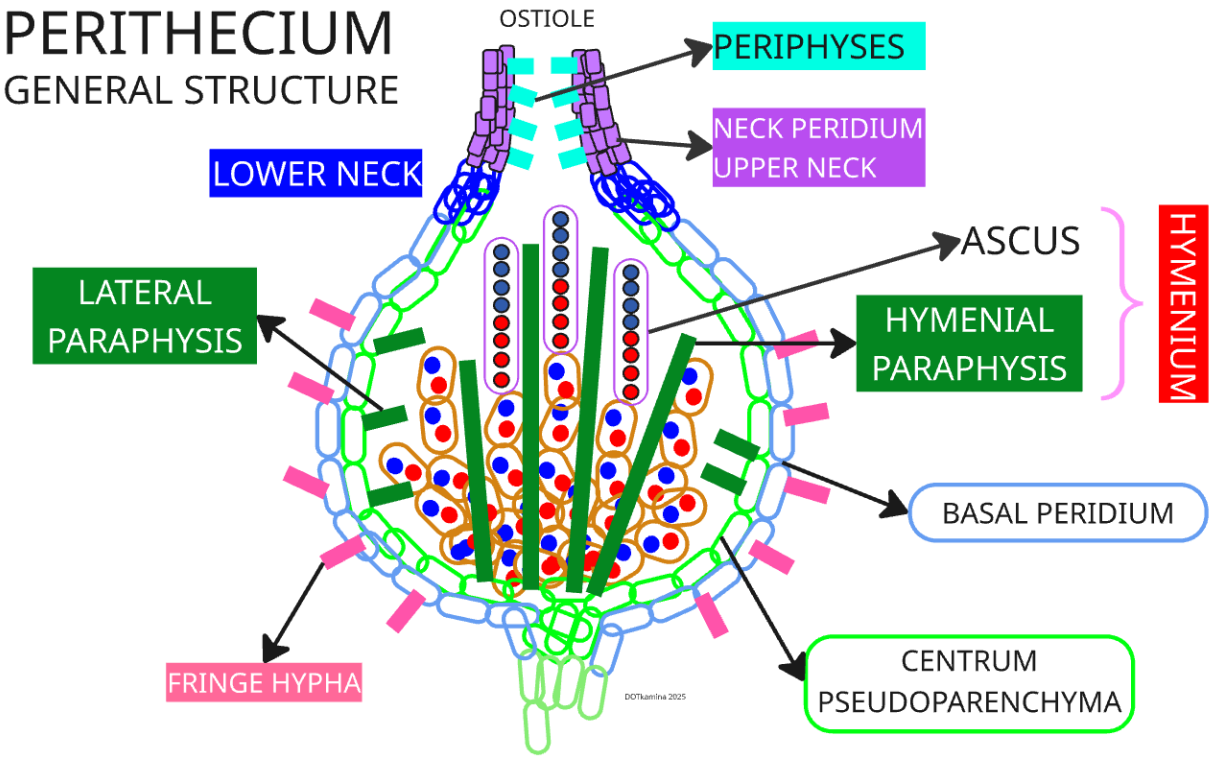


Ilustración 58. **Estructura general del peritecio**, en base a la información compilada sobre los peritecios de *N. crassa, S. humana* y *S. macrospora* (*Read and Beckett* 02/01/1985; *Bistis et al.* 2003; *Lord and Read* 04/2011; *Lichius et al.* 08/10/2012). Lo hice de este modo para que se vea más amable u organizado que el anterior. Y para subirlo a las redes, para qué engañarnos. Esto es un modelo general y los tamaños y colores de las células y estructuras representadas aquí no representan proporciones ni coloraciones reales. La estructura del peritecio varía según la especie.

En general ese sería el esquema general de las estructuras no reproductivas (o "hifas y estructuras estériles") del ascocarpo (Ilustración 57). La parte que da origen a las partes fértiles (los ascos) es el micelio dicariótico o ascógeno, que suele quedar dentro del ascocarpo (imagínalo como un micelio que se queda en el fondo de un vaso, el vaso es el ascocarpo, y la pared interna del vaso que linda con el micelio dicariótico sería la pared interna pseudoparenquimatosa).

De las hifas del micelio dicariótico surgirán los ascos, que junto con las paráfisis conforman la capa fértil del ascocarpo: el "himenio" (*Pfister and Healy* 2021; *Sai et al.* 2023) (Ilustración 58).

El micelio dicariótico lo considero una "capa" aparte de las otras, porque es la que da origen al himenio. En los ascocarpos con estructura general tipo peritecio, el pseudoparénquima central (o capa interna del peritecio) es la que rodea al micelio dicariótico, y por extensión la que rodea al himenio.

Ilustración 59. La verdad que eso no me lo sabía (*Said*).

Importante notar que las paráfisis no intervienen en la reproducción, son el componente "estéril" del himenio. Son las responsables de darle color al himenio, pues tienen pigmentos metidos en inclusiones lipídicas dentro de sus células. Estos pigmentos son carotenoides, y suelen ser de color rojo, naranja o amarillo (*Pfister and Healy* 2021). Las paráfisis en los ascomicetos tienen una función protectora para los ascos (no por nada son "estructuras de soporte"), y posiblemente función nutritiva también (*Gwynne-Vaughan* 1922).

Por cierto, **¿cuándo se forma el ascocarpo?** ¿Antes de la creación de los ascos?

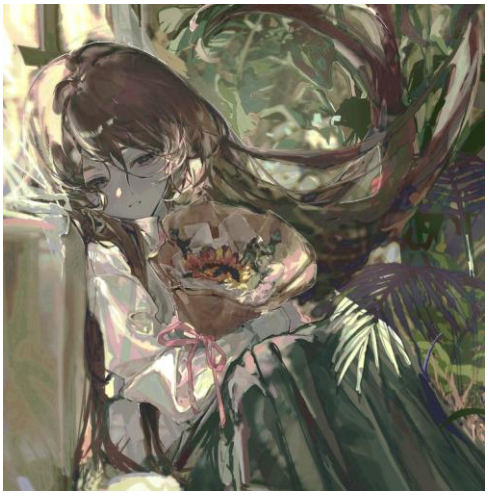


Ilustración 60. (*ゆいが* 08/17/2025 Aug 17).

Casi… pero no. La verdad eso depende del tipo de ascocarpo. Si ya tenías un poco de noción sobre la estructura de los ascocarpos, te habrás dado cuenta que la descripción estructural del ascocarpo que hice anteriormente se basa en el peritecio, un tipo de ascocarpo. Ya voy a explicar de los otros tipos más adelante, espero que no me tarde mucho.

Ilustración 61. (*ORINI* 09/04/2025 Sep 4).

Ah y antes de desviarme más del tema: hay cuatro tipos de ascocarpos. Los **apotecios, peritecios y cleistotecios se desarrollan al mismo tiempo que se desarrollan los ascos**. Solo los **pseudotecios se forman antes que los ascos** (*ADAIR* 2021).

Ilustración 62. No me hago responsable de nada (S).

3.2.5. Los tipos de ascocarpos.

Como ya dije, hay cuatro tipos.

Antes de describirlos, debo hablar de una cosa llamada **estroma**. ¿Te acuerdas del proceso de origen de los ascogonios a partir de las puntas de hifas del micelio vegetativo (asexual "normal")? Pues en algunas especies, ese cambio no es directo, sino que primero se desarrolla un grupo de hifas vegetativas que se entrelazan y compactan entre sí. Esta masa hifal es el estroma, y se cubre con una corteza de células melanizadas ("**grind cells**"), que derivan de las mismas células de las hifas vegetativas (*BYRDE AND WILLETTS* 1977a; *NOVAK AND KOHN* 02/1991). Así, el estroma actúa como una "base" o una "masa" en donde se formarán varios ascocarpos (Ilustración 63).

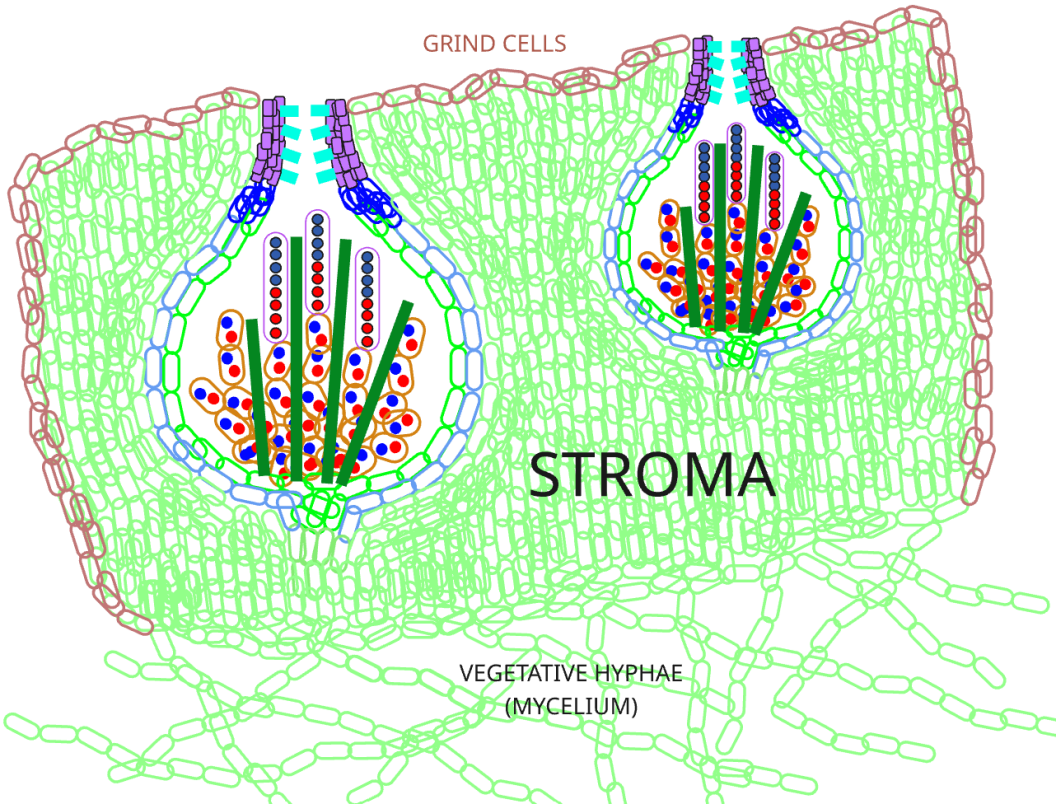


Ilustración 63. Representación de bajo presupuesto de un estroma con dos ascocarpos de tipo peritecio.

Dicho esto… Los tipos de ascocarpos:

Peritecios: tienen la forma de un vaso con el cuello estrechado que conecta a un ostiolo (agujero o hueco por donde saldrán las ascoesporas generadas en los ascos) (Ilustración 64). También se puede ver como un ascocarpo con forma de higo o bombilla invertida. Los ascomicetos que desarrollan este tipo de ascocarpo son los que tienen ascos unitunicados-inoperculados.

Aunque puede haber muchos ascos desarrollándose, el tamaño del cuello y ostiolo permiten que solo un asco o unos pocos ascos liberen sus ascoesporas a la vez (*ADAIR* 2021). La estructura de los peritecios en detalle es tal cual la expliqué en el subcapítulo "La creación del ascocarpo" (Ilustraciones 57 y 59).

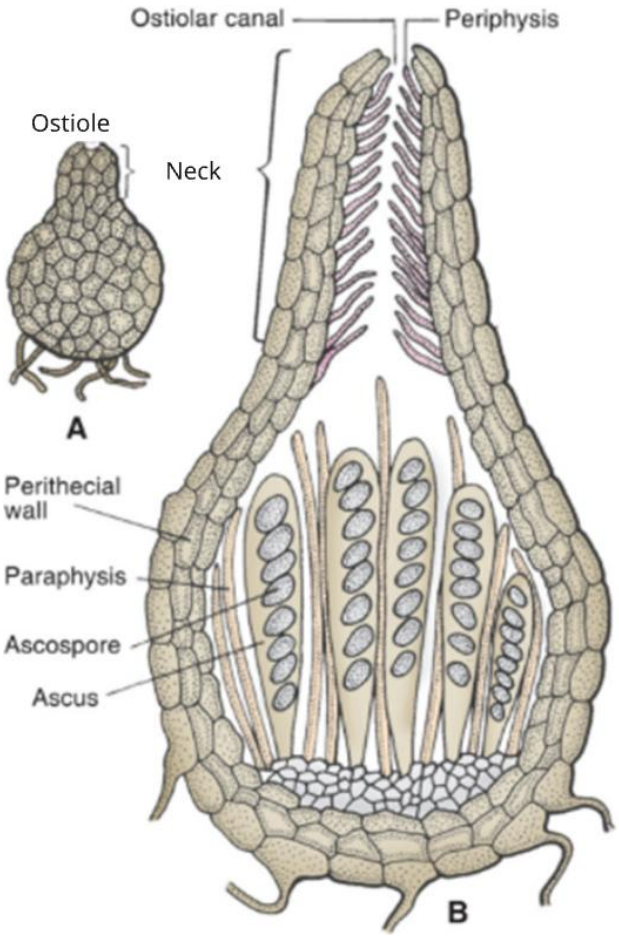


Ilustración 64. Estructura general de un peritecio. En A) se muestra cómo se vería sin cortarlo ni nada. En B) ya está cortado para que se vea su interior. Un buen diagrama, pero la "pared peritecial" en este caso está muy simplificado, y sería la pared externa (peridio) y pared interna (pseudoparénquima medial). Image source: (*VASHISHTA AND SINHA* 2014), modificado.

Apotecios: tienen la forma de una copa o de un cuenco. No hay un "cuello" como tal, el "ostiolo" entonces es inexistente, porque este tipo de ascocarpo es totalmente abierto al exterior (Ilustración 65). Los ascomicetos de ascos unitunicados-operculados generan solo este tipo de ascocarpo; algunos ascomicetos de ascos unitunicados-inoperculados generan apotecios. Los ascos en los apotecios se desarrollan simultáneamente en su mayoría, e igualmente la mayoría liberan las ascoesporas al mismo tiempo (*ADAIR* 2021).

La estructura de los apotecios es similar a la de los peritecios, excepto que no tienen perífisis (por tanto, tampoco las células de la pared del cuello superior en peritecios), ni cuello inferior. No sé si lleguen a desarrollar "fringe cells" o paráfisis laterales (Ilustración 66).

Las estructuras de "pseudoparénquima central/capa interna de ascocarpo" y "peridio/capa externa de ascocarpo" tienen equivalentes con nombres distintos en los apotecios (equivalentes, no sinónimos):

- Himenio o tecio: capa fértil del apotecio, igual que en los peritecios: ascos y paráfisis (*VASHISHTA AND SINHA* 2014).

- Hipotecio: capa de soporte del himenio (ascos + paráfisis) y del micelio dicariótico que origina a los ascos. Del hipotecio surgen las paráfisis (*BENTLEY* 1861). También

está hecho de células pseudoparenquimatosas. Podemos verlo como el equivalente del pseudoparénquima central/capa interna del peritecio.

- Excípulo: la "capa" de células pseudoparenquimatosas que dan forma al cuerpo del apotecio (pero también puede ser un entramado casi compacto de hifas) (*Vashishta and Sinha* 2014). Es básicamente toda la masa que conforma al apotecio. Sería el equivalente al peridio.

  Consta de dos partes: el excípulo medular, que es el interior del cuerpo del apotecio como tal (y que sirve de soporte para el hipotecio); y el excípulo ectal, que es la capa externa del apotecio (Ilustraciones 66 y 67). Según un tal Korf (1958), las células del excípulo ectal son cortas, y las hifas que la conforman no pueden reconocerse; en cambio en el excípulo medular, las células son largas, y las hifas son más visibles.

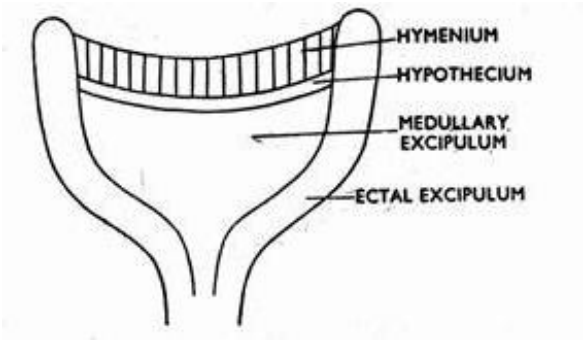


Ilustración 65. Estructura de un apotecio promedio. Me suena esta imagen de antes… Image source: (*Mehak*).

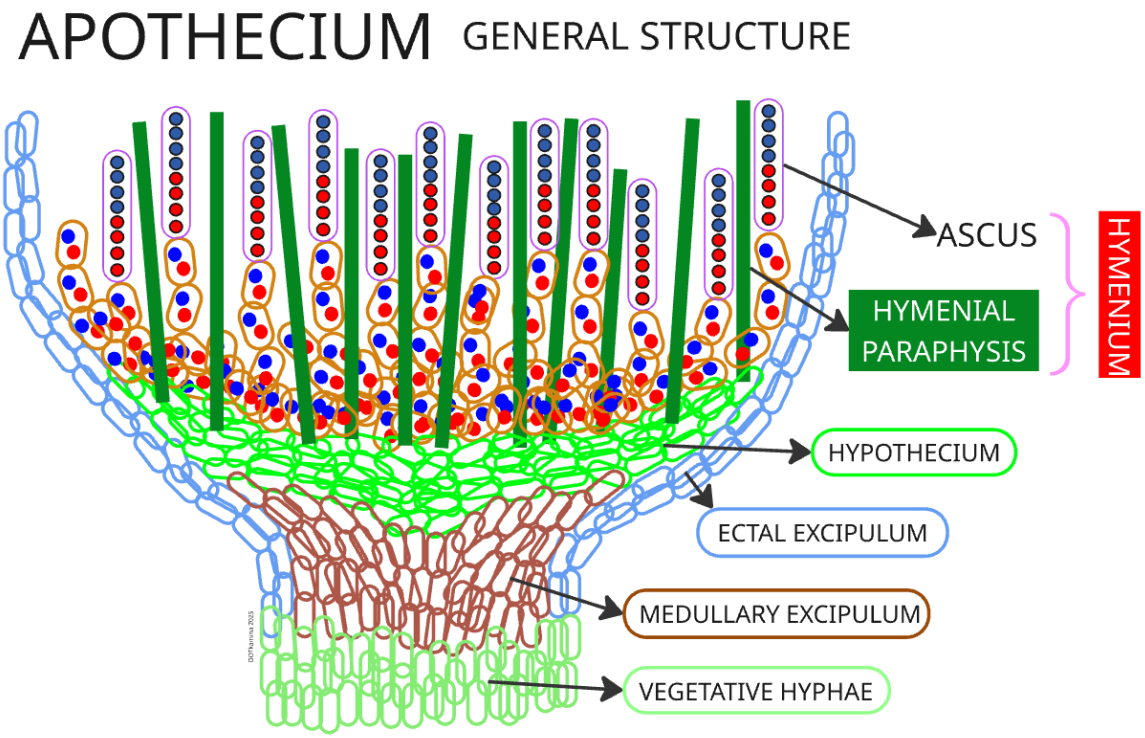


Ilustración 66. Diagrama de la estructura de un apotecio.

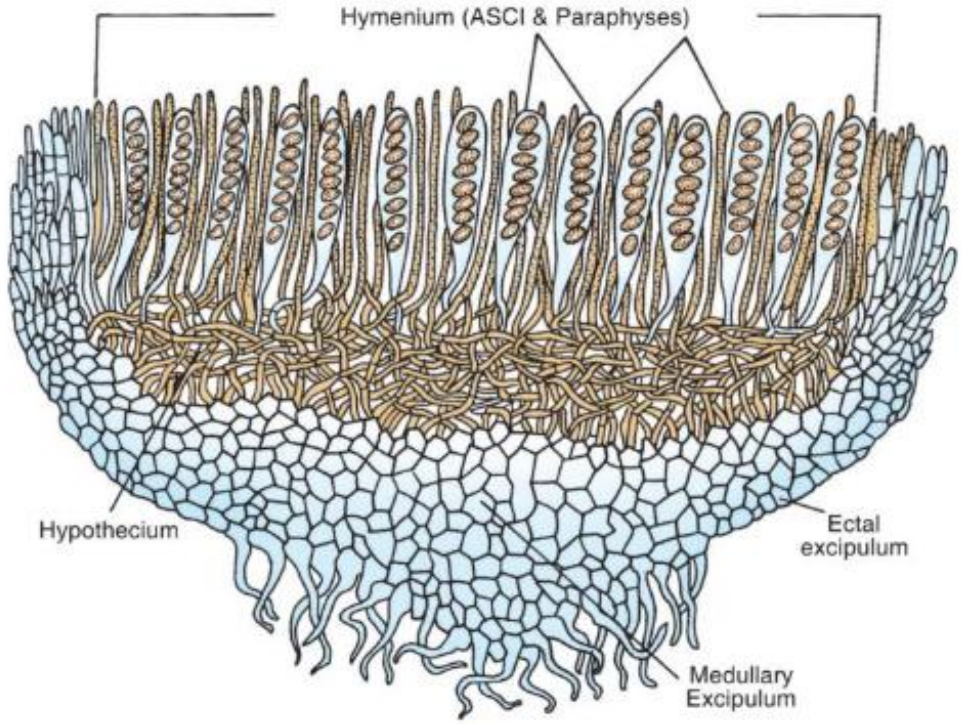


Ilustración 67. Otro diagrama más pro de un apotecio promedio. Image source: (*VASHISHTA AND SINHA* 2014).

Cleistotecios: literalmente son ascocarpos cerrados, los puedes ver como "esferas" (no creo que haga falta decir que no tienen la forma de esferas necesariamente perfectas) que encierran a los ascos. No hay cuello, ni tampoco ostiolo (en este caso los ascos son prototunicados). En algunas especies sí que llega a abrirse una rotura para que se liberen los ascos (*ADAIR* 2021), este tipo de cleistotecio se conoce como **casmotecio** (*DALTO AND DANIELS* 2015) (Ilustración 68).

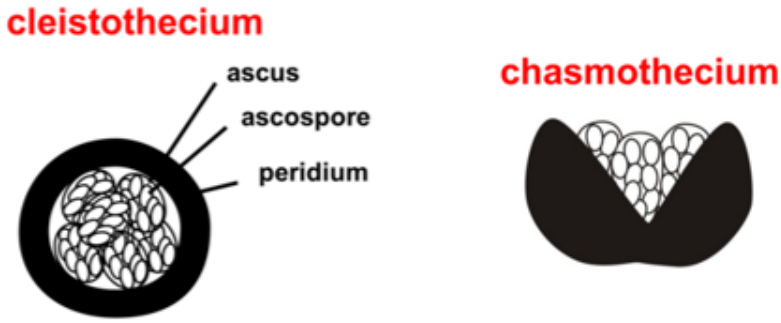


Ilustración 68. Comparación entre cleistotecio y casmotecio. Nota que, en el casmotecio, la rotura es literal, para nada se puede comparar con el ostiolo de los peritecios. Image source: (*PIEPENBRING* 05/20/2015a May 20), modificada.

Los cleistotecios no tienes perífisis, ni paráfisis, ni muchas de las estructuras generales del ascocarpo (usando de modelo al peritecio). El esquema de un cleistotecio es bastante simple la verdad:

- **Peridio**: sí, así como los peritecios. Pero hasta ahí llega, es la capa externa que envuelve al micelio dicariótico y los ascos del cleistotecio. Puede estar hecho de células pseudoparenquimatosas, o directamente ser un simple montón de hifas

ligeramente entrelazadas (*VASHISHTA AND SINHA* 2014), sin una compactación como la que se ve en los tejidos pseudoparenquimatosos. No hay un equivalente al pseudoparénquima medio/pared interna de ascocarpo, que existe en los peritecios (Ilustración 69). En *Podosphaera* spp., el peridio está hecho de dos "paredes" de células, y se habla de "pared interna y externa" (*MEHAK*). En algunas especies, el peridio puede tener excrecencias hifales conocidas como "apéndices" (*VASHISHTA AND SINHA* 2014) (Ilustración 70).

- Himenio: que literalmente está hecho solamente de los ascos, porque en los cleistotecios no existen las paráfisis. De hecho, el término "himenio" en el cleistotecio parece ser solo válido cuando los ascos se disponen de algún modo organizado, según (*VASHISHTA AND SINHA* 2014). Si los ascos simplemente se distribuyen dentro del espacio sin orden aparente, se habla meramente de "ascos" y listo.

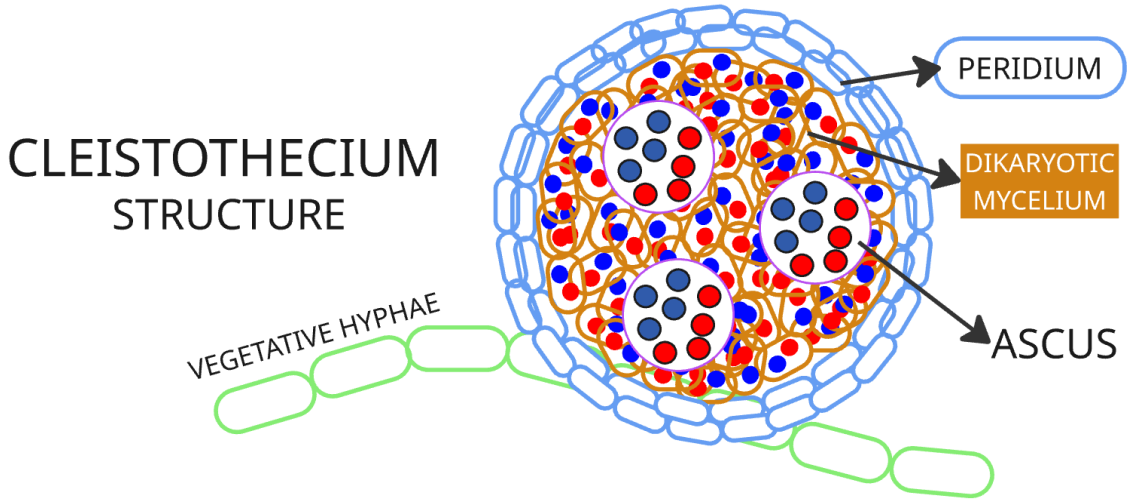


Ilustración 69. Estructura general de un cleistotecio, asumiendo un ejemplar dicariótico.

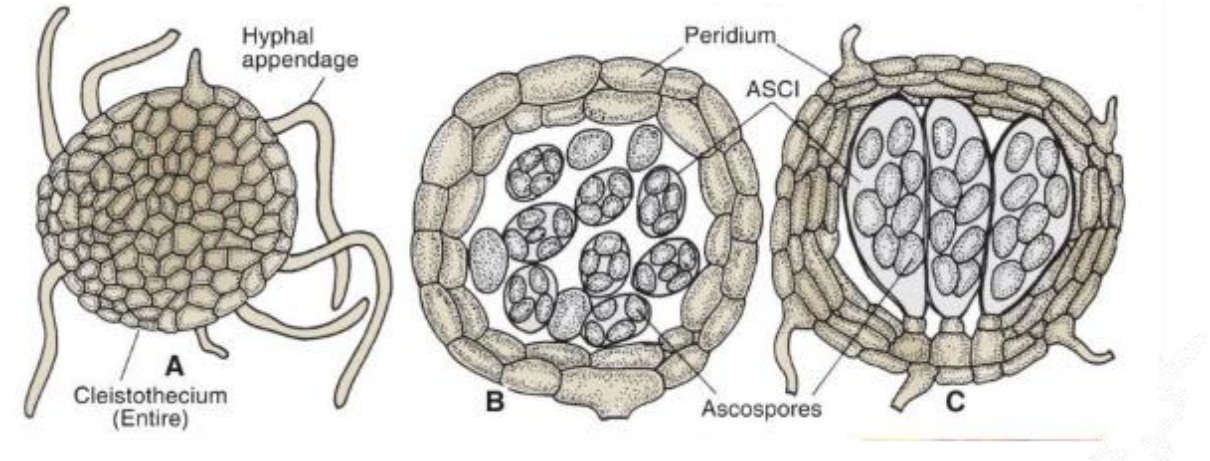


Ilustración 70. Diferentes anatomías de cleistotecios. En A se representa un cleistotecio entero sin seccionar, con los apéndices. En B, un cleistotecio de *Aspergillus*, sin apéndices, y con los ascos dispersos (en ese caso no se hablaría de un "himenio" bien establecido, solo de ascos). En C, el cleistotecio de *Erysiphe*, en este caso los ascos parecen tener una distribución organizada, y ahí se habla de micelio. Image source: (*VASHISHTA AND SINHA* 2014).

Uno de los mejores ejemplos del desarrollo del cleistotecio es con el hongo *Aspergillus nidulans*. Recomiendo leer a fondo el artículo de donde explican la anatomía del desarrollo del cleistotecio más a fondo, pero, en resumen, algunas particularidades son: este es un hongo homotálico hermafrodita. No hay verdaderos anteridios y ascogonios, sino hifas que parecen cumplir con esos roles.

La hifa similar al ascogonio inicia a partir de alguna célula de una hifa vegetativa, a la que llamaremos "Célula Madre" (Ilustración 72A). La Célula Madre desarrollará una célula más grande y globosa: la Célula Similar al Ascogonio, porque cumplirá el rol de ascogonio (Ilustraciones 72A y B) (*Sohn and Yoon* 2002) (esto difiere ya del esquema del ascogonio multicelular multinucleado que vimos antes) (Ilustraciones 37 y 38).

Alrededor de esta Célula Similar al Ascogonio se envuelve una Hifa Similar al Anteridio, multicelular multinucleada (Ilustración 72B). Las células de esta hifa anteridial son las que darán origen al peridio del cleistotecio (Ilustración 72C). Por eso se habla de "hifas similares a anteridios y ascogonios", y no de anteridios y ascogonios verdaderos. Además, no se ha observado que ocurra plasmogamia (*Sohn and Yoon* 2002).

En hongos homotálicos, como todas las células son multinucleadas dicarióticas con los dos tipos de MAT al mismo tiempo, muchas veces no es necesaria una fecundación como tal. Eso lo explico más a detalle en "Las otras alternativas al heterotalismo" pp. 136-147.

Ilustración 71. (ポン汰 07/12/2025 Jul 12).

Sigamos. Las células de la Hifa Similar al Anteridio se vuelven pseudoparenquimatosas y se organizan en muchas capas que pueden ocupar inicialmente hasta el 70% de todo el cleistotecio, unas 6 capas cuando el cleistotecio alcanza los 40 µm de diámetro. Es en este momento que la única Célula Similar al Ascogonio que hay en el centro, empieza a dividirse en Células Ascógenas Dicarióticas Verdaderas (*Sohn and Yoon* 2002) (Ilustración 72D). Esto es el micelio dicariótico, aunque no sé si realmente las células se dividan formando hifas definidas.

Para cuando el cleistotecio alcanza los 100 µm de diámetro, el interior del cleistotecio está lleno de células ascógenas dicarióticas, algunas ya se han desarrollado en ascos. Es también con ese tamaño que las capas más internas del peridio empiezan a desintegrarse para hacer espacio al micelio dicariótico. A los 170 µm de diámetro, el cleistotecio está maduro: los ascos empiezan a madurar, y el peridio se reduce a solo dos capas (*Sohn and Yoon* 2002) (Ilustración 72E).

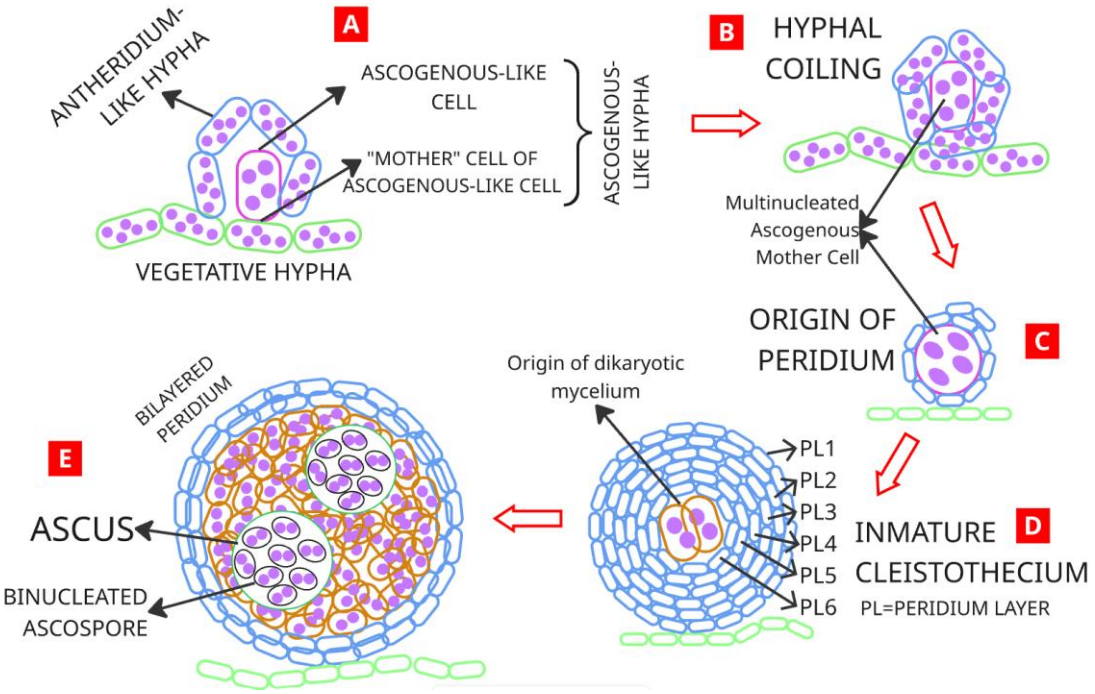


Ilustración 72. El desarrollo del cleistotecio en *Aspergillus nidulans*, según (*Sohn and Yoon* 2002). A) Como *A. nidulans* es homotálico, significa que el genoma en los núcleos de sus células ya tiene dos locus de distinta identidad MAT (MAT1-1 y MAT1-2), por eso aquí represento los núcleos en morado.

El caso es que de las hifas vegetativas surge una hifa similar al anteridio, y de una célula de la hifa (a esta célula la llamaremos "Célula Madre de la Célula Similar al Ascogonio"), surge encima una célula que cumple la función de ascogonio (ascogenous-like cell: Célula Similar al Ascogonio).

B) La hifa similar al anteridio empieza a enrollarse alrededor de esa Célula Similar al Ascogonio, que es multinucleada (aunque en el trabajo de (*Sohn and Yoon* 2002) se dice que tiene 4 núcleos).

C) Las células de la Hifa Similar al Anteridio empiezan a multiplicarse y a envolver la Célula Similar al Ascogonio, lo que marca el inicio del peridio. Nota que aquí y en los siguientes pasos, he obviado los núcleos de las células de la Hifa Similar al Anteridio para más comodidad, pero en la realidad siguen existiendo.

D) Cleistotecio inmaduro. Mide unos 40 µm y está hecho de 6 capas de peridio, y en el corazón, la Célula Similar al Ascogonio empieza su división para originar células dicarióticas que conformarán el micelio dicariótico.

E) Cleistotecio maduro de 170 µm: el micelio dicariótico ahora es el mayor componente del cleistotecio, y algunas de las células dicarióticas se han convertido en ascos que albergan 8 ascosporas binucleadas (*Adams et al.* 03/1998) (los núcleos están en amarillo, pero no sé si se nota). Las capas del peridio se reducen a dos.

Este diagrama se basa principalmente en los resultados e imágenes de (*Sohn and Yoon* 2002), y un poco de (*Kirk and Morris* 11/1991). Los tamaños de las células, núcleos, tejidos y demás no corresponden exactamente con la realidad y solo tienen fines representativos.

Pseudotecios: así de primeras se parecen en forma a los peritecios. Una diferencia importante y fácil de recordar es que este "ascocarpo" se desarrolla antes de la formación de los ascos, no simultáneamente como ocurre con los peritecios y otros tipos. Solo los hongos de ascos bitunicados crean este tipo de "ascocarpo" (*ADAIR* 2021).

Pero el mayor plot twist de los pseudotecios es que en realidad no son verdaderos "ascocarpos". Más bien, son un tipo de ascostroma. Un ascostroma es un tipo de estroma (véase Ilustración 63), en donde se forman cavidades (**lóculos**) (*VASHISHTA AND SINHA* 2014). En otros estromas, estas cavidades son las que albergarían peritecios enteros bien estructurados con su peridio, pseudoparénquima medio, micelio dicariótico y todo lo demás (o apotecios y cleistotecios con sus respectivas estructuras).

Pero en los ascostromas, los **lóculos actúan directamente como un ascocarpo**, encerrando directamente a los ascos sin mayor complicación. El "peridio" y "pseudoparénquima medio" no tienen un equivalente formal, es simplemente la zona más cercana del ascostroma que rodea a los lóculos, lo que se considera que es la "pared ascocarpal" del pseudotecio (Ilustración 73).

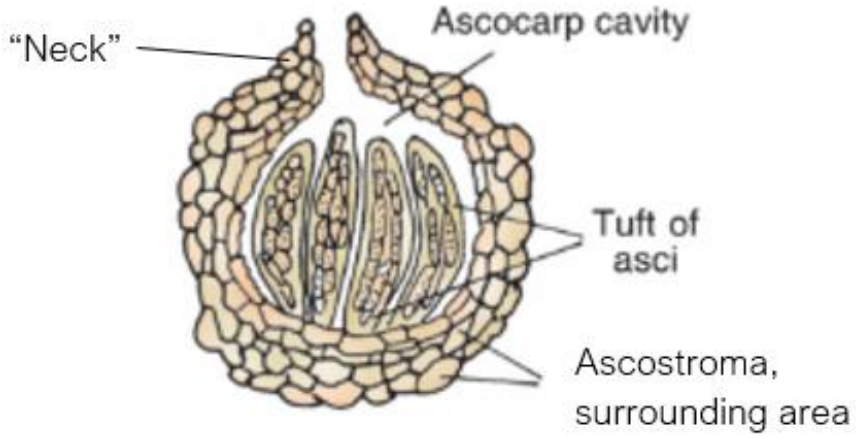


Ilustración 73. Estructura de un pseudotecio. Image source: (*VASHISHTA AND SINHA* 2014), modificado.

¿Por qué digo que los pseudotecios son "un tipo de ascostroma"? Pues porque son ascostromas que, de cierto modo, tienen una semejanza con los peritecios (Ilustración 73). Tienen un "cuello" (aunque no tienen perífisis) y un "ostiolo". El "cuello" pues depende de la especie. Puede tener una forma evidente, o simplemente no haber algo que parezca un cuello bien definido. La parte del ascostroma que linda con los ascos puede generar estructuras parecidas a las paráfisis, las "pseudoparáfisis" (Ilustración 74).

En *Didymella bryoniae*, se habla de dos "capas" de ascostroma que son las más cercanas que rodean a los ascos, siendo la interna equivalente al pseudoparénquima medial, y la externa equivalente al peridio. Bueno, eso es lo que infiero de la siguiente imagen de Ixititel, que se aloja en Wikimedia Commons. Así que… agarra con pinzas la información de este párrafo [49].

[49] "Pero… pero Wikipedia no es fiable". Oye, Ixititel (Christian Hummert), ¡un saludo!

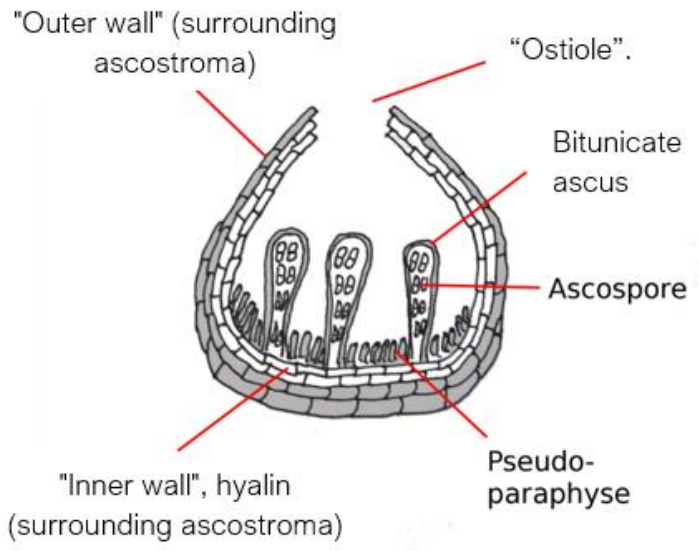


Ilustración 74. Estructura del pseudotecio de *D. bryoniae*. Image source: (*Benutzer:Ixitixel* 05/14/2012), modificado.

El asunto es, que los pseudotecios son ascostromas que se asemejan a peritecios. Aparte de eso, existen ascostromas que parecen simplemente masas que encierran muchos ascos dentro, sin una forma evidente de peritecio. Es lo que ocurre con *Myriangium bambusae*:

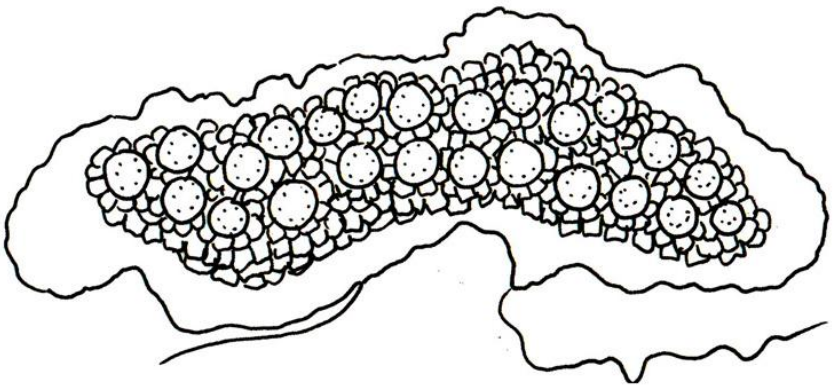


Ilustración 75. Ascostroma de *M. bambusae*. Esos “círculos” son los ascos. Creo que se nota que no se parece a un peritecio. Image source: (*Molina* 2021).

Bueno, si te leíste toda la explicación, creo que ya podrás entender muchas de las imágenes de tipos de ascocarpos en Internet.

Ilustración 76. (*tyrezal* 05/07/2025 May 7).

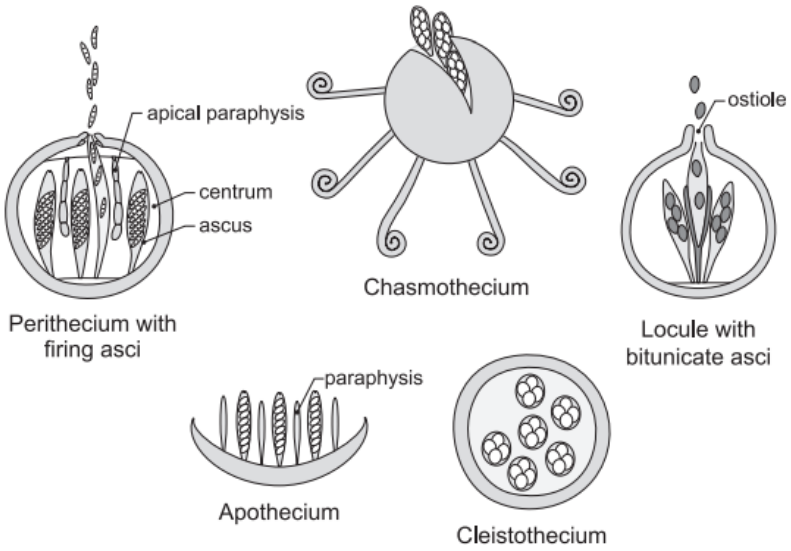


Ilustración 77. Esta es una de mis imágenes favoritas que resume las principales estructuras vistas en esta sección. Procede del artículo de (*TRAIL AND SEMINARA* 10/2014), y como los tipos son unos trozos de pan, también se tomaron la molestia de decir en qué clados de ascomicetos encontramos estas estructuras (generalmente). Lee con atención: peritecios (Sordariomycetes), apotecios (Pezizomycetes y Leotiomycetes), cleistotecios (Eurotiomycetes), casmotecios (Erysiphales), pseudotecios o lóculos (Dothidiomycetes) (*TRAIL AND SEMINARA* 10/2014).

3.2.6. Los ascos y su formación.

Bueno… entonces, siguiendo el esquema general de los ascocarpos: las células dicarióticas terminales (de las hifas dicarióticas del micelio dicariótico) se convierten en **ascos**, y en ellas los núcleos que estaban separados, ahora sí se van a unir de verdad (**cariogamia**), generando un núcleo diploide que experimentará meiosis. A este núcleo diploide se le llama **cigoto** (2n). Importante notar que aquí al "cigoto" nos referimos solamente al núcleo diploide.

Es muy laxo decir "los ascos se forman de las células terminales de una hifa dicariótica", porque el proceso de formación es más complejo. Verás: lo que ocurre con una célula terminal de una hifa dicariótica, es que adquiere una forma de gancho, a esto se le denomina **crozier**. Inicialmente tiene dos núcleos, uno de cada sistema MAT (recordemos que es dicariótica). Luego, ambos núcleos se dividen, dejando como resultado cuatro: 2 de cada sistema MAT (Ilustración 78-1 a 3).

Luego, aparece un tabique especial que divide al crozier. La parte "curvada" hacia arriba se queda con dos de esos núcleos (pero que sean de diferente sistema MAT, para seguir manteniendo el estado dicarionte). Esos dos núcleos harán cariogamia y originarán el cigoto. Desde ese momento, esa zona curvada del crozier se convierte en el asco (Ilustración 78-3 y 4).

La parte "inferior" del crozier queda dividida (porque recordemos que correspondería al "gancho" y al "cuello" del crozier), albergando los otros dos núcleos. Eventualmente se fusionarán ambas partes, y quedará una célula dicarionte. Esta luego puede extenderse y hacer el mismo proceso de formación de crozier, repitiendo el proceso (véase Ilustraciones 79 y 80).

Creo que lo que acabo de explicar se entiende mejor con un esquema:

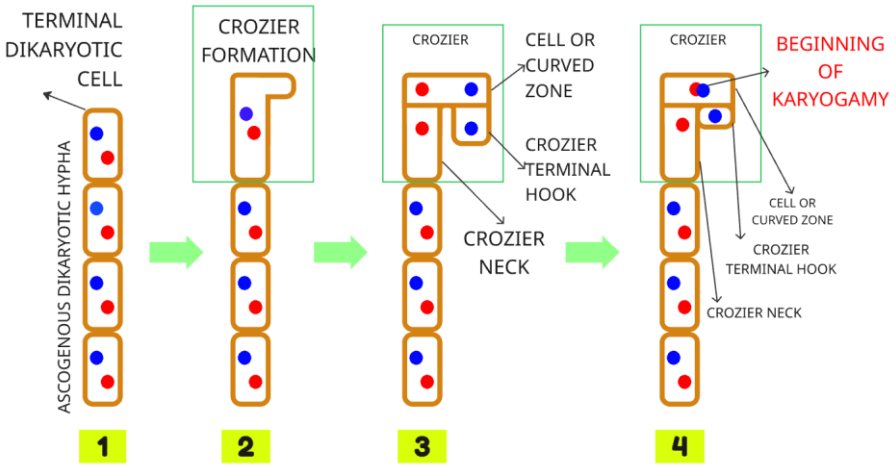


Ilustración 78. El inicio en la creación de los ascos. 1) Tenemos una hifa dicariótica ascógena, del micelio dicariótico. Nos vamos a centrar en la célula dicariótica terminal. 2) Esta célula dicariótica terminal es la que va a adquirir una forma de gancho, lo que se conoce como crozier.

3) El crozier adquiere una forma de gancho, y además los dos núcleos se dividen en dos. Se desarrolla un tabique que lo divide en tres zonas: la zona curvada superior en donde quedan dos núcleos de distinto MAT (rojo y azul), que será la célula predecesora del asco; y el cuello y gancho terminal inferiores, en donde están los otros dos núcleos.

4) El cuello y gancho terminal empiezan a fusionarse para retomar otra célula con estado dicariótico. Mientras tanto, empieza la cariogamia (fusión de los núcleos) en la célula curvada superior.

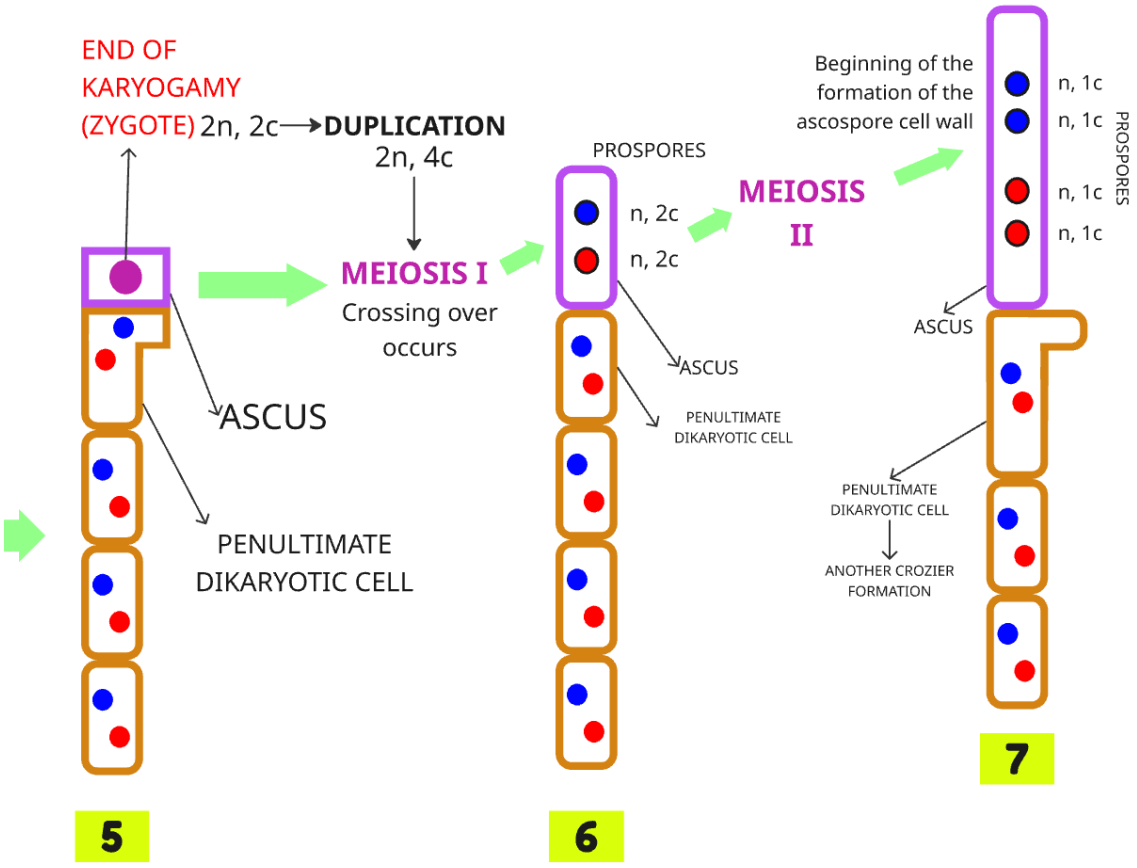


Ilustración 79. El desarrollo de las ascosporas. 5) Nota que aquí el cuello y gancho terminal del crozier ya se fusionaron, retomando otra célula dicariótica, que ya no es exactamente terminal, sino

"penúltima". Mientras tanto, finaliza la cariogamia en la zona curvada superior. Esta célula ahora se puede denominar "**asco**". El **cigoto** es diploide (2n), en donde cada cromosoma tiene dos cromátidas (2c). El cigoto experimenta un proceso de **duplicación** de su material genético (las cromátidas se duplican: 2n, 4c). Posteriormente, inicia la **meiosis I**, y ocurre el **crossing over**.

6) Tras la meiosis I, el cigoto en el asco se divide en dos células haploides (n), denominadas **prosporas**, en la que cada cromosoma sigue teniendo dos cromátidas (2c). Pareciera que estas dos prosporas son "iguales" a los núcleos de las otras células dicarióticas, pero estas son el resultado del crossing over.

En el crossing over se intercambian ciertas zonas de los cromosomas de ambos individuos parentales, pero no los locus MAT, es por eso que siguen manteniendo su identidad MAT intacta (azul y rojo), no ocurre algo como "ahora esta espora es un híbrido entre MAT1-1 y MAT1-2".

Cuando ya existen las prosporas, inicia la **meiosis II**. Además, es en ese proceso que inicia la formación de la pared celular de las futuras ascosporas. Al menos así ocurre en *S. cerevisiae* (*Neiman* 12/2005).

7) Tras acabar la meiosis II, ahora hay 4 prosporas haploides (n), pero sus cromosomas ahora tienen una cromátida (1c). En el diagrama de (*Piepenbring* 05/20/2015b May 20), se representa que también inicia la formación del crozier en la penúltima célula dicariótica.

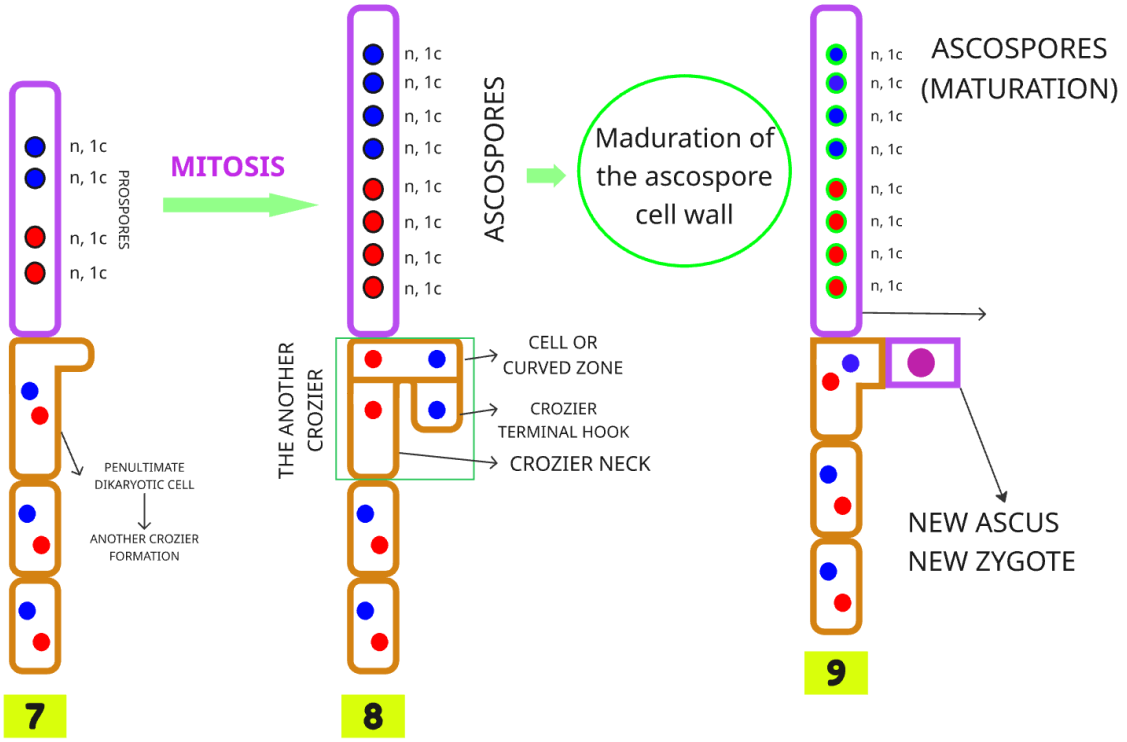


Ilustración 80. **La maduración de las ascosporas**. Aquí he dejado el paso 7 para no perdernos. 8) Cada una de las 4 prosporas haploides ahora experimentan mitosis, derivando en dos **ascosporas** cada una. Un total de 8 ascosporas. En los diagramas que aparecen en: (*Abdel and El-Sheikh* 05/2016 May; *GACBE*; *Kumar and Prasad*), se representa que, al mismo tiempo, se termina de desarrollar un nuevo crozier. Esa propiedad también se representa en este gráfico. 9) **Las ascosporas maduran cuando se termina de desarrollar la pared celular final que envolverá a las ascosporas**, y que serán las responsables de hacerlas resistentes. Igualmente, así es como ocurre en *S. cerevisiae* (*Neiman* 12/2005).

En el diagrama de (*Piepenbring* 05/20/2015b May 20) se muestra que es en esta etapa, que se termina de formar un nuevo asco a partir del nuevo crozier que se generó anteriormente en el paso 8. Y de nuevo inicia el proceso de cariogamia y posterior meiosis y mitosis. En otros que he visto en

internet, pueden mezclar la formación del crozier en otros momentos, un poco antes o un poco después… Y por eso realmente no sé si así como lo ilustré en estos diagramas sea necesariamente la "norma".

Además, aquí ilustro cómo un nuevo asco se forma a partir de la penúltima célula dicariótica, y técnicamente así podría seguir ocurriendo, tal que una sola célula dicariótica terminal original puede acabar originando varios ascos. O bueno, así ocurre en *Podospora anserina* (*PINAN-LUCARRÉ ET AL.* 04/2007). No sé si sea igual en el resto de ascomicetos.

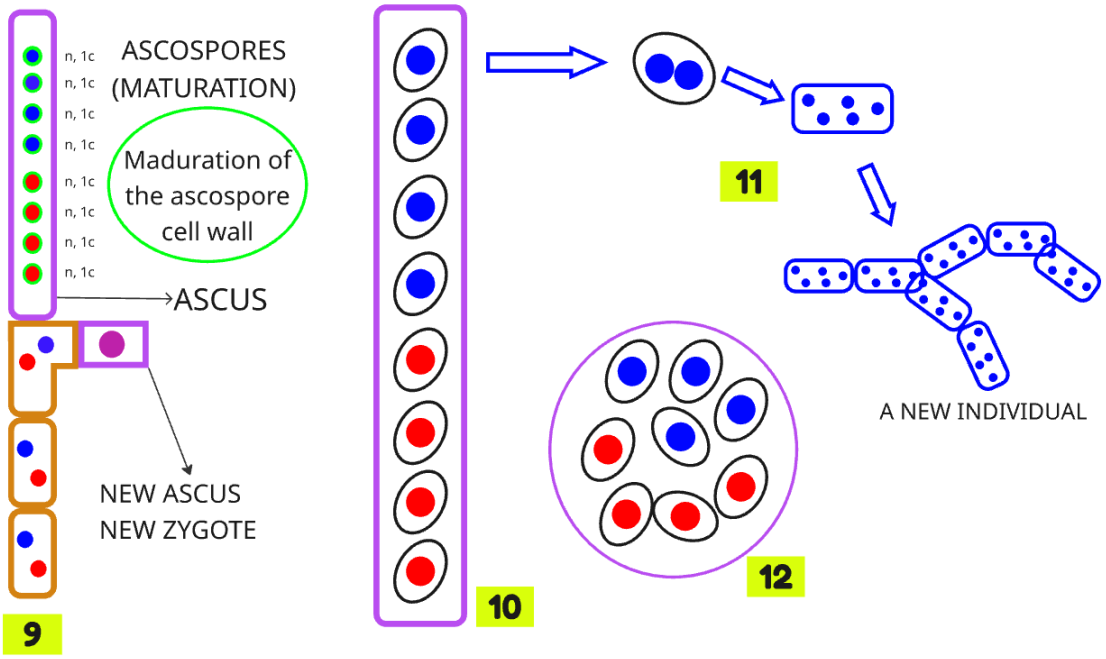


Ilustración 81. En el paso 9 se representaba la maduración de la pared celular de la ascospora. En 10) se muestra cómo se vería un asco y sus ascosporas con la pared celular. Las ascosporas son… son células en general uninucleadas, pero esa no es una norma universal. 11) Cada ascospora puede dividirse, originar células multinucleadas y formar un nuevo individuo (un nuevo micelio vegetativo). En 12) se ve la forma de un asco y sus ascosporas cuando están en el ascocarpo tipo cleistotecio (véase Ilustración 69). En *A. nidulans*, las ascosporas tienen dos núcleos (véase Ilustración 72).

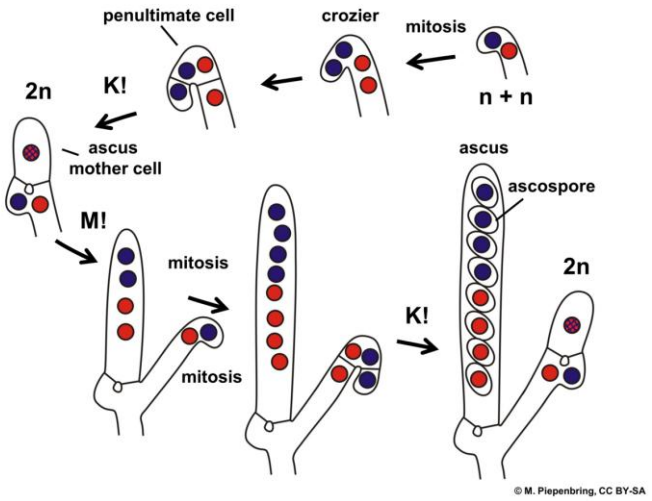


Ilustración 82. Un diagrama más simplificado de la formación del crozier, el asco y las ascosporas. K! es cariogamia, M! es meiosis. De hecho, me basé en este para hacer las otras imágenes. Image source: (*PIEPENBRING* 05/20/2015b May 20).

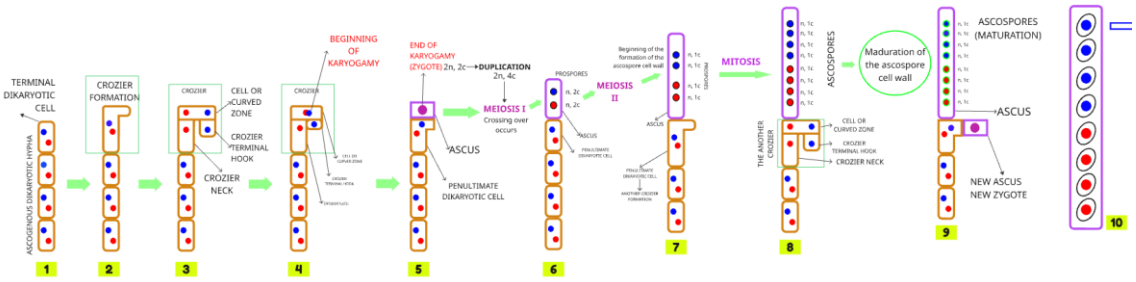


Ilustración 83. El proceso entero, si acaso te importa.

3.2.7. Los tipos de ascos.

En la parte de “Los tipos de ascocarpos” (pp. 118-127) habrás visto términos como “unitunicado-bitunicado” y “operculado-inoperculado”. Esto hace referencia a la anatomía de los ascos.

Modo de liberación de las ascoesporas: en ascos operculados, en la punta hay un opérculo, que es un hueco con “puerta” que se abre para liberar las ascoesporas. En ascos inoperculados, solo existe un mecanismo de anillo en la punta del asco, y nada más (*Debuchy et al.* 04/30/2014). Oye, pero tampoco creas que es algo simplón. Este mecanismo de anillo elástico funciona como una válvula de liberación de presión preajustada, o esfínter. El anillo se estira momentáneamente, o se invierte, para permitir la salida de las ascoesporas (*Kendrick* 2020).

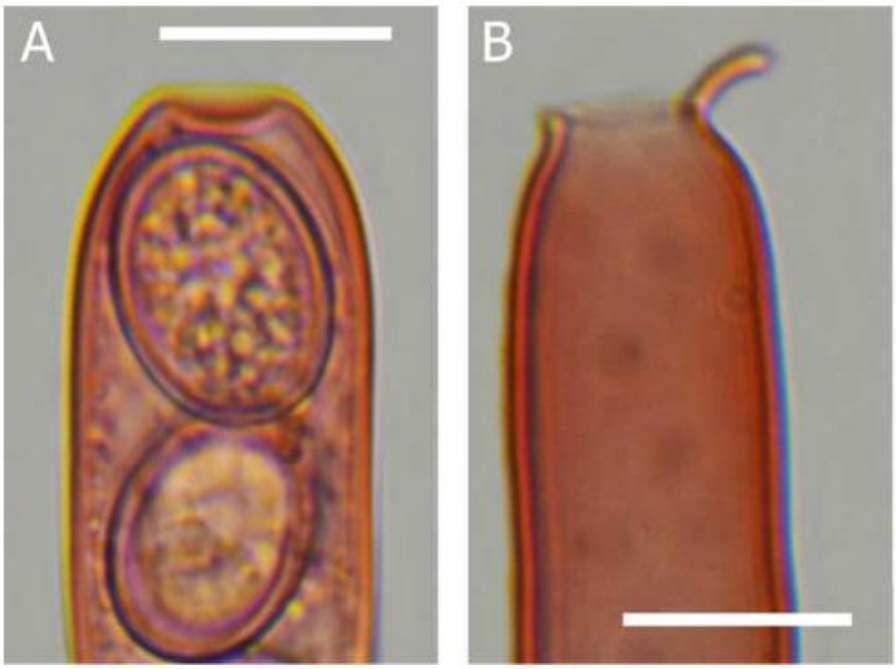


Ilustración 84. Ápice de un asco operculado unitunicado de *Sarcopeziza sícula*. En A el opérculo está cerrado y las ascoesporas están listas para salir. En B el opérculo ya se ha abierto (nota el mecanismo de “puerta”), y las ascoesporas ya han salido: el asco se ha quedado vacío. Image source: (*Agnello et al.* 09/09/2018), modificado.

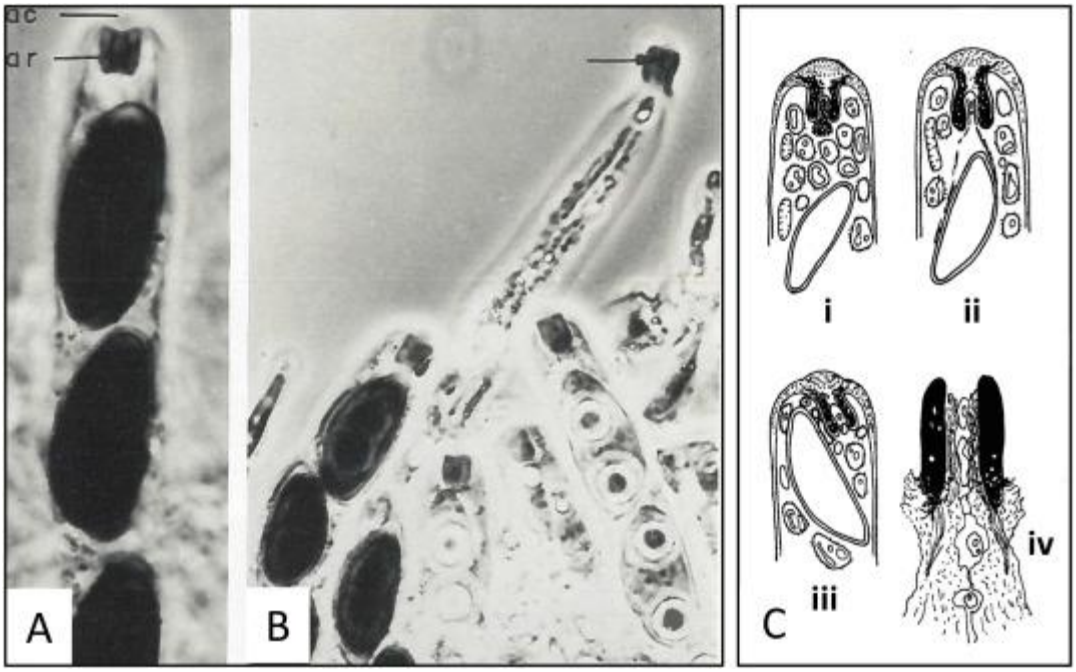


Ilustración 85. Detalles de los ascos inoperculados de *Xylaria longipes*. Se muestra un mecanismo de cojín apical (ac) y anillo apical (ar). En A se muestra un asco con el anillo todavía debajo, antes de la salida de las ascosporas. En B, el asco está vacío, y nota que el anillo está salido. En esta especie, el mecanismo de eyección de ascosporas involucra que el anillo protruya (se salga) de debajo del ápice del asco. En C se muestra el proceso de maduración de este sistema en el asco. Observa cómo la ascospora se va acercando al anillo, lo desplaza (iii) y luego el anillo se evierte, que es cuando se libera la ascospora (iv). Image source: (*MONEY ET AL.* 12/2023).

Pared celular: casi siempre los ascos son unitunicados (solo tienen una pared celular). La otra alternativa son los ascos bitunicados, que tienen dos paredes celulares: una externa (**ectotúnica**), delgada e inextensible, que cubre a otra pared interna (**endotúnica**), gruesa y elástica (*MÜLLER* 1981; *KENDRICK* 2020).

Cuando el asco bitunicado madura, la pared externa se rompe o se divide, dejando al descubierto la pared interna, que absorbe agua y empieza a expandirse hacia arriba, transportando las ascosporas al ápice para su liberación (*KENDRICK* 2020). El empuje de las ascosporas al ápice se facilita por una vacuola en la base que las va empujando. En el ápice existe un "poro elástico" por donde salen las ascosporas (*MÜLLER* 1981).

Vaya, un poro… que no un opérculo. Podemos decir que los ascos bitunicados son inoperculados. Algunos autores llaman **fisitunicados** a estos ascos bitunicados con mecanismo de "rotura de la pared externa, protusión de la pared interna". El mecanismo difiere tanto del simple unitunicado, que se piensa que debió divergir evolutivamente del unitunicado hace muchísimo tiempo (*THE GREAT LAKES NEXUS* 2017a; *KENDRICK* 2020).

Puedes imaginarlo como un mecanismos de caja sorpresa o Jack-in-the-Box (*KENDRICK* 2020)… pero aquí no conocemos mucho ese juguete, y yo prefiero usar la analogía del huevo kínder (pared externa) que, al romperse, revela una cápsula (pared interna) con un juguete (las ascoesporas).

Hay un tercer tipo, los ascos prototunicados, que están en los ascocarpos de tipo cleistotecio. Tienen una pared celular, así como los unitunicados, pero no son ni operculados ni inoperculados. Simplemente, no tienen ningún mecanismo o "hueco" por donde salgan las ascoesporas. Las ascoesporas se liberan cuando la pared celular se

disuelva o destruya. Puede pasar un buen tiempo hasta que eso ocurra. Parece ser un carácter que evolucionó a partir del modelo unitunicado, varias veces en diferentes taxones de ascomicetos (*KENDRICK* 2020).

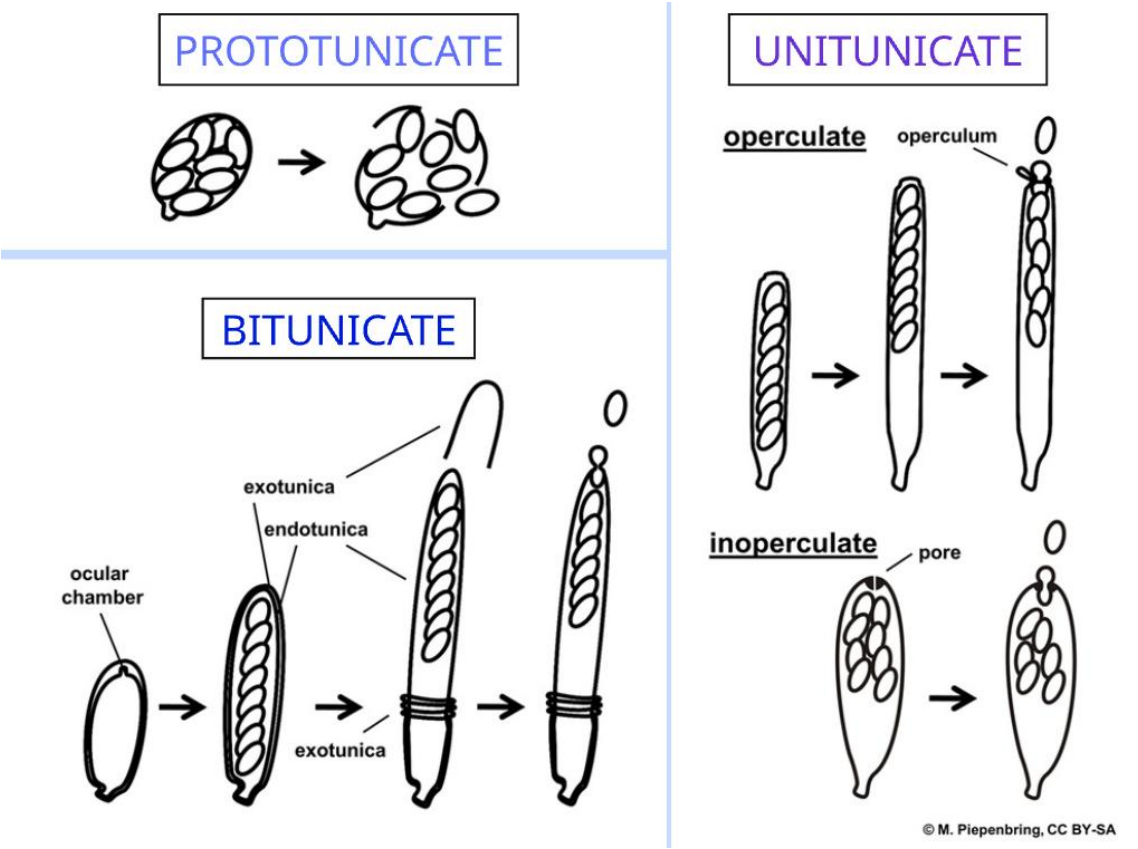


Ilustración 86. La mejor imagen que resume los tipos de ascos por naturaleza de la pared celular (unitunicados, bitunicados, prototunicados) y mecanismo de liberación de las ascosporas (operculado o inoperculado, en bitunicados es inoperculado). Image source: (*PIEPENBRING* 2021), modificado.

Ya había mencionado qué tipos de ascocarpos albergan ascos con cuáles combinaciones de modo de liberación de ascosporas y pared celular, pero te lo repito otra vez:

Tipos de ascocarpo	Pared celular-Modo de liberación
Peritecio	Unitunicados-Inoperculados. Prototunicados (ocasionalmente).
Apotecio	Unitunicados-Operculados (ascomicetos con este tipo de ascos generan solo apotecios). Unitunicados-Inoperculados (algunos ascomicetos con este tipo de ascos generan apotecios).
Cleistotecio	Prototunicados (Ni operculados, ni inoperculados).
Pseudotecio	Bitunicados (Inoperculados).

(*KENDRICK* 2020; *ADAIR* 2021).

3.2.8. Las ascoesporas.

Que la verdad ni sé por qué hice esta sección, si ya expliqué la formación de las ascosporas en las imágenes de "Los ascos y su formación". Vagancia de reescribir todo, supongo.

El cigoto sufrirá meiosis, para originar núcleos haploides, que luego se envolverán en paredes gruesas (*COUSIN* 2014), constituyéndose así las **ascoesporas**, que varían en número según la especie. En general, se puede decir que por cada asco se generan 8 ascoesporas: del cigoto se generan 4 núcleos haploides, cada uno se divide en dos, creándose así las 8 ascoesporas haploides. A estas 8 ascoesporas se las denomina como "**tétradas**" (*FINCHAM* 2001), porque son pares derivados de los 4 núcleos haploides generados en la meiosis II (Ilustración 79). Claro, no todos los ascomicetos generan exactamente tétradas.

Como en otros organismos, la meiosis se divide en meiosis I y meiosis II. En la meiosis I ocurre el crossing-over o entrecruzamiento (intercambio de material genético entre cromosomas homólogos). Al final de la meiosis I surgen dos células haploides n a partir del zigoto, cada célula porta la mitad de los cromosomas del cigoto, y estos cromosomas ya han hecho el crossing-over. Cada cromosoma aún tiene dos cromátidas (se les llama entonces células haploides n, 2c).

Luego llevan a cabo la meiosis II, en la que cada célula haploide se divide en dos células haploides, siendo 4 en total al final de la meiosis II. En la meiosis II, las cromátidas hermanas se separan (que como sabrás, cada cromosoma está hecho de dos cromátidas unidas por un centrómero).

Así, cada una de las 4 células haploides n [50] en la meiosis II porta cromosomas hechos de una sola cromátida (células haploides n, 1c).

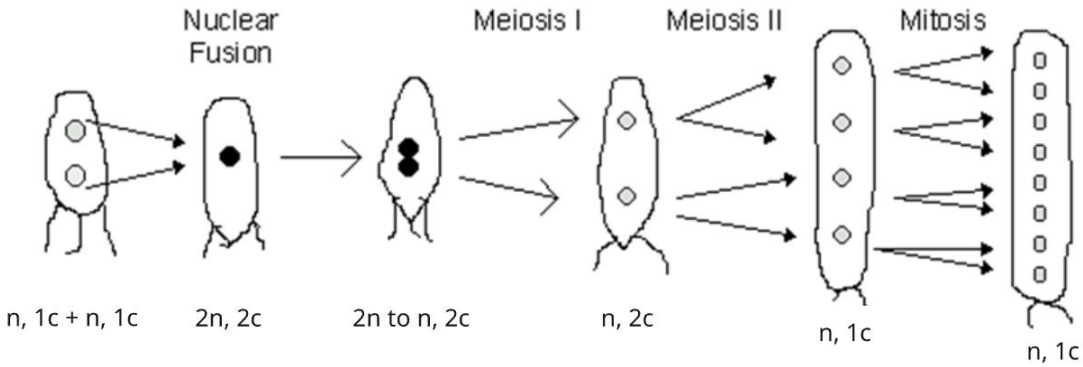


Ilustración 87. El proceso de la meiosis en el asco de un ascomiceto. Image source: (*THOMPSON* 2005), modificado.

[50] Si alguna vez te preguntas: ¿por qué las 4 células al final de la meiosis II son haploides, si pareciera que su genoma abarca la mitad del genoma que había en las 2 células haploides de la meiosis I? Pues porque "haploide" significa estrictamente "un solo juego de cromosomas", da igual el contexto. En la meiosis I, las dos células resultantes son haploides porque tienen un solo juego de cromosomas, no tienen otra copia de cromosomas como ocurre en la diploidía. Eso a pesar de que sus cromosomas todavía tienen dos cromátidas hermanas. En la meiosis II, las cromátidas hermanas se separan, tal que cada una de las 4 células hijas resultantes tienen cromosomas hechos de una sola cromátida… pero "siguen siendo un solo juego de cromosomas", no hay otra copia de los cromosomas como la diploidía. Por eso se sigue diciendo que son haploides.

El fenómeno del crossing over parece ser universal para los eucariotas (*STADLER* 12/1996). Desconozco si en hongos pueda "no ocurrir", porque al menos como se indica en una práctica de laboratorio con *Sordaria fimicola*, el crossing over puede no suceder (*THOMPSON* 2005) (véase Ilustración 88).

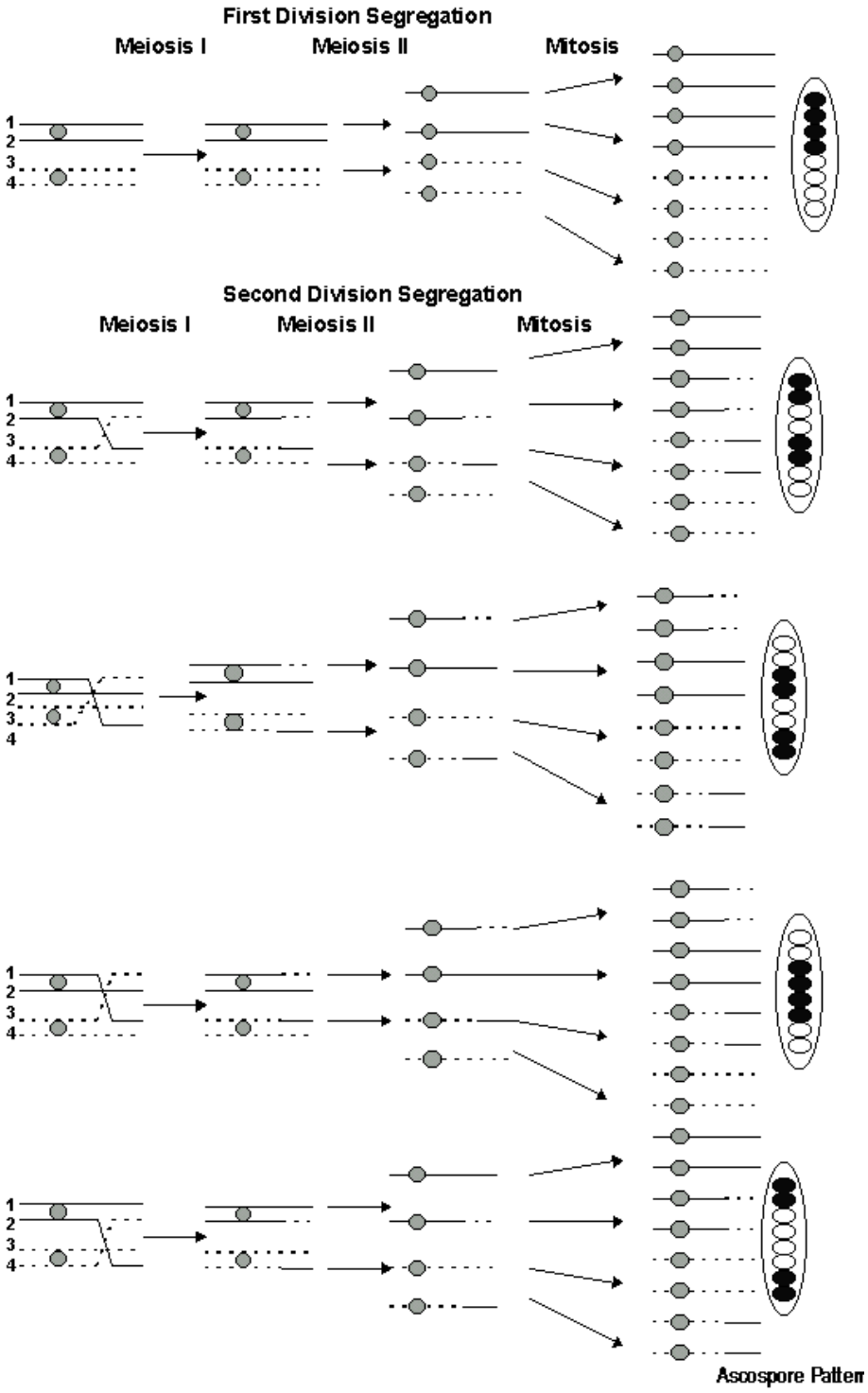


Ilustración 88. Los diferentes tipos de arreglos de ascosporas tras la meiosis. En el primer caso se ilustra lo que ocurre cuando no sucede crossing-over. En todos los demás se esquematiza el crossing-over, abordando distintos modos en los que este puede suceder. Image source: (*THOMPSON* 2005).

Estas ascoesporas son las “esporas sexuales”, o mejor dicho, las esporas resultado del ciclo sexual. Diferentes de los conidios, artroconidios o blastoconidios que vimos en la fase asexual. **Cada ascoespora originará un nuevo individuo** (un nuevo micelio asexual). **Las ascosporas también pueden actuar como “conidios” al interactuar con los ascogonios de otro individuo** (*DEBUCHY ET AL.* 04/30/2014).

3.2.9. Las otras alternativas al heterotalismo.

En el **heterotalismo**, dos individuos que quieran hacer reproducción sexual debían ser de diferente identidad MAT (el uno ser MAT1-1 y el otro ser MAT1-2). Combinaciones con el mismo tipo de identidad (por ejemplo, un MAT1-1 con otro MAT1-1) no son compatibles, además de que tampoco podía ocurrir autofertilización.

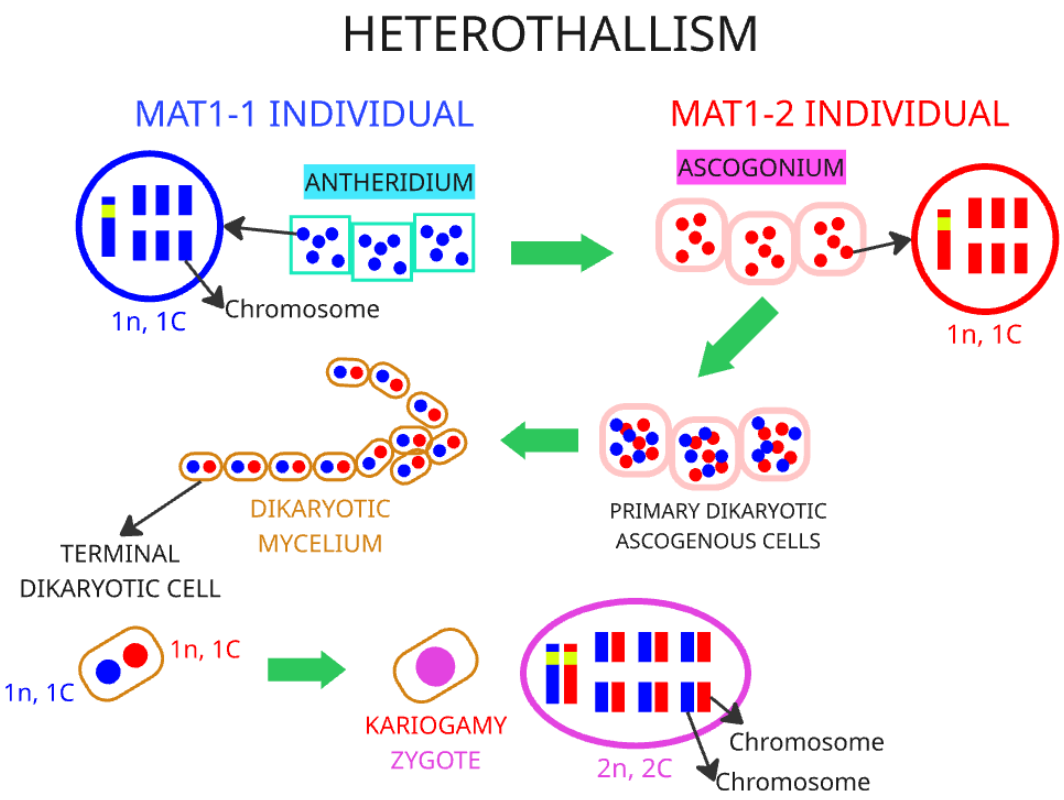


Ilustración 89. **En el heterotalismo, dos estructuras sexuales (anteridio y ascogonio) de distintos individuos MAT (uno MAT1-1 y otro MAT1-2) deben encontrarse para iniciar el ciclo sexual** (No olvidemos que los ascomicetos heterotálicos son mayoritariamente hermafroditas, entonces lo mismo ocurre con los anteridios de MAT1-2 y ascogonios de MAT1-1). Una vez se crea el micelio dicariótico, las células terminales de las hifas dicarióticas se convertirán en ascos. Originalmente, estas células dicarióticas tienen dos núcleos: uno de cada individuo MAT.

Durante la cariogamia, los genomas de ambos núcleos se fusionan, creando el cigoto 2n 2C: hay dos juegos de cromosomas o dos genomas (2n), los cromosomas se organizan en pares de distinto origen MAT (en este ejemplo, azul y rojo: 2C, un par o dos cromátidas no hermanas). El cuadrado amarillo es donde se ubica el locus MAT.

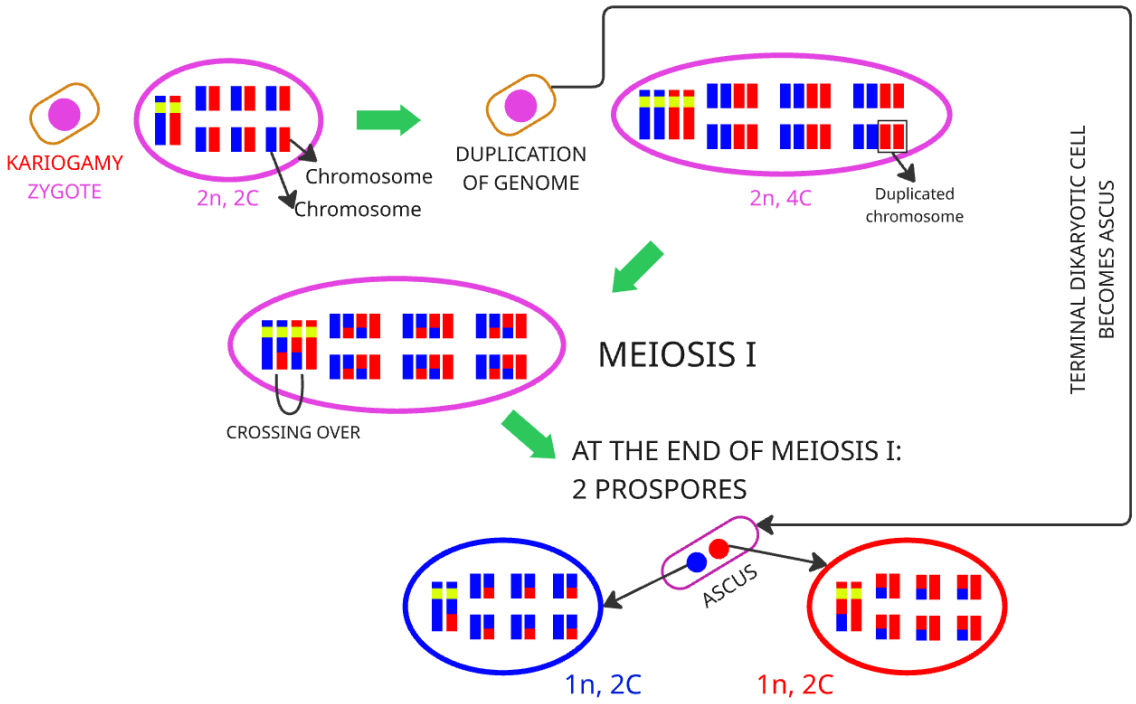


Ilustración 90. El genoma del cigoto se somete a duplicación. Cuando acaba el proceso, sigue habiendo dos juegos de cromosomas o genomas (2n, uno de cada "padre"). La diferencia es que las cromátidas se han duplicado, lo que constituye 4 cromátidas (4C). Así comienza la **meiosis I**, en donde ocurre el **crossing over** entre dos cromátidas no hermanas en todos los pares de cromosomas duplicados: fíjate que los locus MAT no se intercambian, lo que se cambian son los genes entre cromátidas. Al final de la meiosis, se crean dos prosporas haploides (1n) con dos cromátidas hermanas (2C). Aparentemente pareciera el mismo resultado que si se hiciera mitosis, pero por el crossing over, ahora algunas de las ascosporas futuras tendrán mezclada información del "padre" MAT1-1 y de la "madre" MAT1-2.

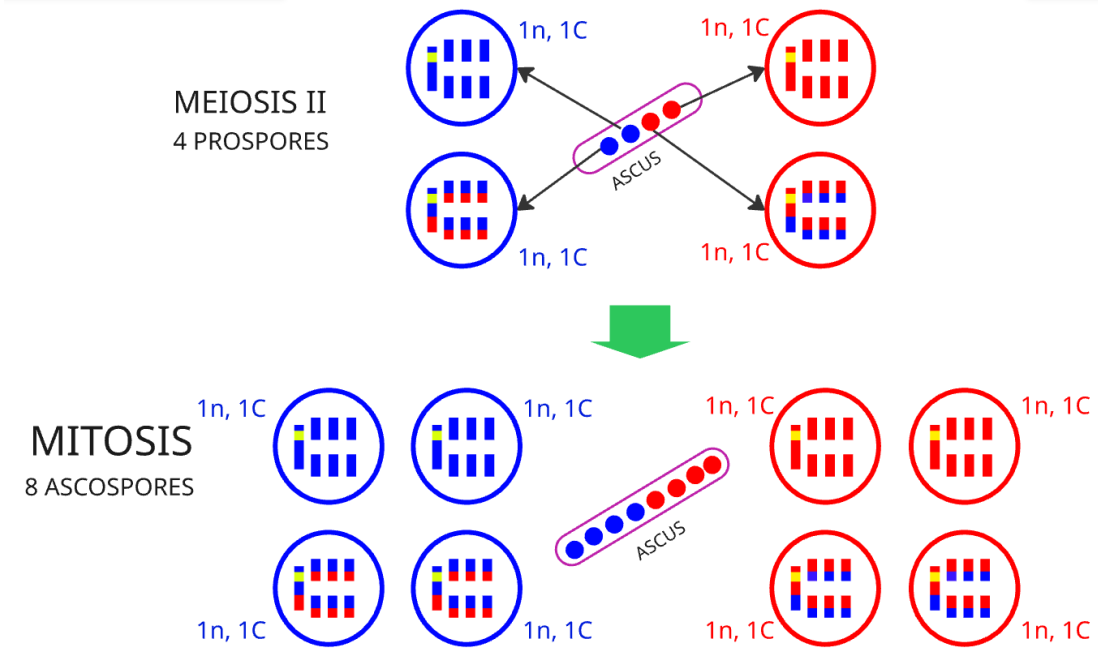


Ilustración 91. Luego ocurre la **meiosis II**, que se generan 4 prosporas haploides en donde cada cromosoma vuelve a tener una cromátida (1C). Nota que, en este ejemplo, en la meiosis II, solo 2 prosporas tienen la información combinada de los padres (se dice que son recombinantes), las otras

dos quedan como copias exactas de los núcleos originales (se dice que son parentales). Es sabido que en un único evento de recombinación es lo que ocurre, la mitad queda como recombinante y la otra como parental. Pero ten en cuenta que en la realidad el crossing over ocurre muchas más veces, distribuyendo las posibilidades de zonas combinadas, esto es solo una simplificación. Pero seguiremos usando este modelo en los siguientes esquemas… En la **mitosis**, cada prospora simplemente se duplica, teniendo 8 ascosporas haploides 1n1C.

Pero no pasa nada. Porque eso sí es posible en el **homotalismo verdadero o primario**. O bueno, realmente es más inquietante. Un individuo verdaderamente homotálico tiene **dos locus MAT al mismo tiempo**, se lo denomina como **MAT1-1/MAT1-2** (*WILSON ET AL.* 04/30/2019). Es por eso que "puede reproducirse sexualmente con otro individuo de una misma identidad MAT", porque realmente tiene las dos. Un individuo MAT1-1/MAT1-2 se reproducirá con otro que también será MAT1-1/MAT1-2. A esto se le llama **outcrossing** (*MARTINOSSI-ALLIBERT ET AL.* 01/20/2023) (Ilustraciones 92 y 93).

En la situación más simple, ambos locus estarán cercanos en una misma región, conformando un único locus MAT (ej.: *Cochliobolus*); pero **también pueden estar en posiciones lejanas** (ejs.: *Aspergillus nidulans*, *Neosartorya fischeri*) (*NI ET AL.* 12/15/2011; *WILKEN ET AL.* 09/2017).

Aparte de eso, la generación de los gametangios (anteridios y ascogonios) y todo el resto del proceso es casi el mismo como se describió anteriormente (*NI ET AL.* 12/15/2011; *WILSON ET AL.* 12/15/2021). Quizás una diferencia importante: en el heterotalismo hermafrodita los anteridios de un MAT1-1 iban a los ascogonios del MAT1-2, y viceversa (anteridios del MAT1-2 a los ascogonios del MAT1-1). En el homotalismo, puede ocurrir la **autofertilización o autofecundación (self-fertilization)**: los anteridios de un individuo MAT1-1/MAT1-2 pueden ir a los ascogonios de ese mismo individuo (*WILSON ET AL.* 12/15/2021) (Ilustraciones 96 y 97).

Te has dado cuenta, ¿verdad? Si los homotálicos cuentan con ambas identidades MAT, ¿realmente necesitan formar estructuras en la autofertilización? Porque podrían directamente ir a la formación de las hifas ascógenas dicarióticas, y empezar con la formación del ascocarpo de una vez… ¿Y sabes qué? La verdad que sí, sí pueden hacerlo ajaja (*DEBUCHY ET AL.* 04/30/2014) (Ilustración 96).

El paso a la fase dicariótica es "simple": el micelio dicariótico consta de células dicarióticas en las que hay dos núcleos, y los dos núcleos son MAT1-1/MAT1-2 (Ilustración 92). En los ascomicetos heterotálicos, en cambio, los dos núcleos en las células dicarióticas sí tenían distinta identidad MAT (el uno era locus MAT1-1 y el otro, locus MAT1-2).

En los ascomicetos homotálicos, cuando toque la formación del crozier y del cigoto en el asco, este cigoto es la combinación de ambos núcleos de la célula dicariótica terminal. Ajá, ese cigoto será diploide, y también MAT1-1/MAT1-2. Cuando se formen las prosporas y eventualmente las ascoesporas, estas… también serán MAT1-1/MAT1-2 (Ilustración 93).

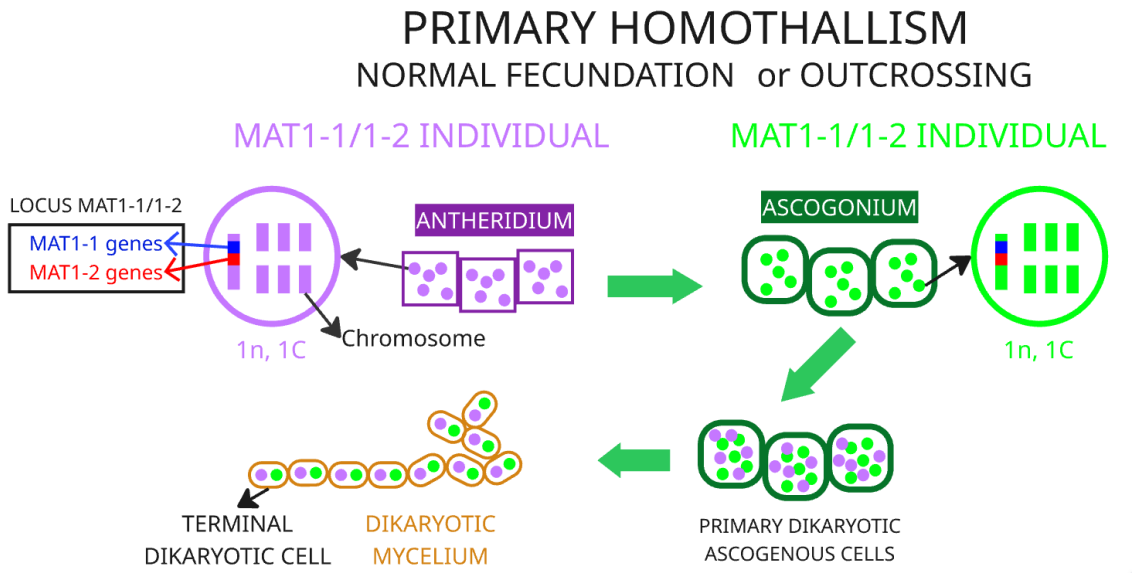


Ilustración 92. **En la versión de fecundación normal (outcrossing) del homotalismo primario, igualmente dos individuos se encuentran para ejecutar la reproducción sexual**. Técnicamente se ve igual que en el heterotalismo (Ilustración 89). Pero observa que, sin importar el individuo, todos en su genoma tienen los genes MAT1-1 y también MAT1-2. En la situación más simple, estos genes están ubicados juntos, conformando un único locus MAT1-1/1-2.

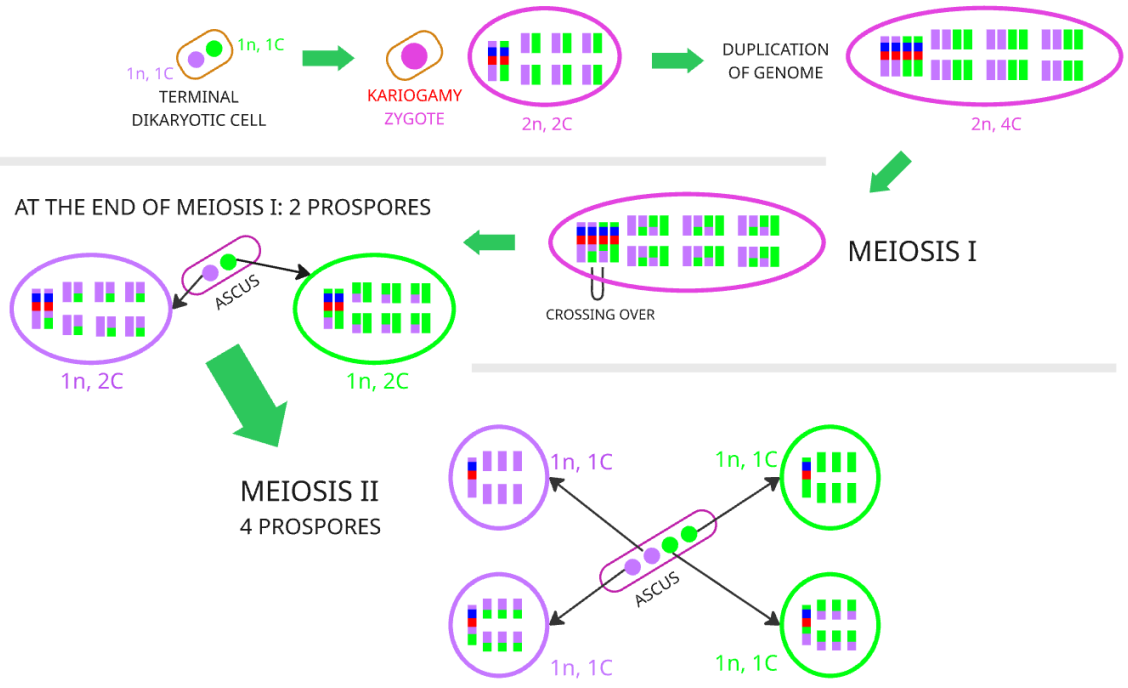


Ilustración 93. La meiosis en el homotalismo primario de tipo "outcrossing" o fecundación normal: la verdad ocurre igual que en el heterotalismo (Ilustraciones 90 y 91). Solo tener en cuenta la particularidad del locus MAT1-1/1-2. Después de la meiosis II, ocurrirá igualmente la mitosis.

"Pero entonces qué ~~puto~~ sentido tiene que hagan todo eso si tienen los dos locus MAT". "Simplemente divídanse asexualmente y listo, ¿no?". Puede parecer que solo el heterotalismo tenga sentido (se reproducen dos individuos de diferente MAT), pero es común que la gente se centre demasiado en estos locus MAT, que al final solo justifican identidades sexuales.

La verdadera importancia está en el crossing over. Sea en el heterotalismo (cariogamia de un núcleo MAT1-1 con otro MAT 1-2) o en el homotalismo (cariogamia entre dos núcleos MAT1-1/MAT1-2), los cigotos resultantes en la meiosis I harán crossing over. En este proceso, sus identidades MAT no van a cambiar: las ascoesporas resultantes serán igualmente MAT1-1 y MAT1-2 en heterotálicos, o todas MAT1-1/MAT1-2 en homotálicos.

Lo que cambia es el juego genético. A veces olvidamos que junto a los genes MAT dentro de los locus MAT, hay todo un conjunto de genes involucrados en muchas cosas: más resistencia, micelios más extensos, más velocidad en la reproducción, mejores micotoxinas para defensa… Estos, estos genes son los que se mezclan en el crossing over.

En el heterotalismo, que un individuo MAT1-1 se reproduzca sexualmente con otro MAT1-2 para generar ascoesporas que serán igualmente MAT1-1 y MAT1-2 puede no tener mucho sentido, si al final lo mismo se hace en la reproducción asexual. Pero ese individuo MAT1-1 puede tener genes de mejores micotoxinas (pero menos fuerza ante el calor), y el otro MAT1-2 puede tener genes de resistencia al calor.

¿Qué ocurre si las condiciones ambientales empeoran? ¿Justamente, por ejemplo, que aumente la temperatura y además que aumenten los microorganismos que agredan hongos? El individuo MAT1-1 podrá defenderse de esos agresores, pero morirá de calor, así como todos sus descendientes generados asexualmente (porque son copias). Lo mismo con el individuo MAT1-2: podrá ser bueno resistiendo el calor, pero morirá ante los agresores.

Es ante condiciones adversas que los ascomicetos (y otros hongos) deciden hacer reproducción sexual. Porque en el crossing over, se mezclarán los genes de ambos "padres" de diferente locus MAT (en homotálicos, ambos padres MAT1-1/MAT1-2). Así, en el caso de nuestros individuos heterotálicos MAT1-1 y MAT1-2, estos por reproducción engendrarán unas 8 ascosporas, 4 MAT1-1 y 4 MAT1-2.

Pero esas ascosporas, al surgir por crossing-over, pueden ser la combinación de los genes de sus padres. Idealmente, en este ejemplo, estas ascosporas se convertirán en individuos con buenas micotoxinas y también con resistencia al calor. Mismas identidades MAT, distintas propiedades genéticas con diferentes habilidades fenotípicas.

Lo mismo se puede explayar a individuos homotálicos. Las ascosporas que se generan sexualmente serán igualmente MAT1-1/MAT1-2, lo que cambiará serán las propiedades genéticas mezcladas en el crossing over y heredadas de los "padres" (Ilustración 93). Por eso la reproducción sexual tiene sentido, después de todo.

Ilustración 94. (*M0ON_EDUU*).

Ok, pero los ascomicetos homotálicos también podían hacer autofecundación. Y en ese contexto, ¿sigue siendo rentable la reproducción sexual? Todos conocemos a algún Dotkamina-Dotkamina por ahí que sea medio raro. La endogamia es un castigo en organismos cuyo modo de vida es principalmente diploide. Esta va para los animales, las células somáticas (no sexuales) de los animales son diploides (2n, 2c).

Eso significa dos juegos de cada cromosoma, dos versiones de cada gen (alelos). Las versiones vienen una del padre y otra de la madre, y pueden ser iguales (hablamos de homocigotos) o diferentes (hablamos de heterocigotos). Un alelo puede ser dominante ("A", solo hace falta que esté presente una copia para expresar su fenotipia [51], tal que el individuo pueda tener dos alelos "AA" homocigoto dominante o "Aa" heterocigoto dominante, expresando el efecto de A) o recesivo ("a", deben estar dos copias para expresar su fenotipia. El individuo debería ser "aa" homocigoto recesivo, para expresar el efecto de "a").

Algunas veces, hay alelos de un gen que son malos, que confieren alguna propiedad deficiente que merma la capacidad de supervivencia. Estos alelos anómalos son deletéreos, porque en teoría deberían desaparecer en la población al no permitir la reproducción exitosa o supervivencia del individuo que lo posea.

La mayoría de los alelos deletéreos son de naturaleza recesiva ("aa") (*Bosse et al.* 01/08/2019): para expresar su efecto anómalo, deben estar dos en el organismo diploide. Pero no pasa nada, en organismos diploides, eso se purga rápido con la reproducción sexual y una población grande: basta con tratar de enmascarar ese alelo a través de la heterocigosis dominante ("Aa"): albergan el alelo recesivo anómalo, pero no actúa por el efecto del dominante "A". Eventualmente, el recesivo seguirá manteniéndose oculto, o desapareciendo.

¿Cómo extinguir a una población de organismos diploides? Pues bajando su población, tal que sea más probable que individuos que sean parientes familiares (de sangre) se tengan que reproducir (endogamia). Imagina dos hermanos que sean homocigotos "aa" para el alelo malo, o uno "Aa" y otro "aa", y que se reproduzcan. ¡Engendrarán más individuos "aa"! Es un modo simple de verlo, pero básicamente es así como sucede la extinción por endogamia: los alelos malos que vienen por herencia familiar, siguen persistiendo porque no hay mezcla con otros individuos con otros alelos "buenos". Eventualmente la población decaerá porque ese gen malo sigue perpetuándose.

Ilustración 95. (七田のQTian 05/25/2025 May 25).

[51] Con "fenotipia" me refiero a los efectos de un alelo en el individuo, las propiedades que tendrá ese individuo. Fuerza, color, metabolismo…

¿Y todo eso, no pasaría con los ascomicetos homotálicos que se puede autofecundar? "Digo… lo que pueden hacer es peor que la endogamia. Es "autoendogamia", como si yo ahora mismo tuviera un pene y una vagina funcional, me a mí mismo y engendrara hijos". Hmm técnicamente… pero a diferencia de los animales, los hongos pasan la mayor parte de sus vidas en estado haploide. Como mencioné, cada individuo es un "micelio haploide asexual".

En un animal, cada célula era diploide. En un hongo, cada célula es haploide (cuando no entran a la fase sexual). Cada célula tiene un solo juego de cromosomas, entonces solo existe un alelo de cada gen. No hay "heterocigotos" ni "homocigotos". No hay "AA", "Aa" o "aa". Simplemente, existe "A" y "a". En este caso, bastaría que exista solo uno de cada uno para expresar toda la fenotipia del alelo.

Si un alelo "a" anómalo se expresara, obligatoriamente causaría su efecto anómalo, porque no habría oportunidad de que se enmascare en una heterocigosis "Aa", porque los hongos son haploides, no diploides. Un hongo "a" anómalo, simplemente morirá en la población, dejando solo a los hongos "A" buenos.

Eso inténtalo pensar ahora para todos los genes en cada hongo individual. Al ser haploides, cualquier alelo anómalo se purgará rápidamente de su población. Dejando solo a los individuos con juegos de alelos lo suficientemente estables para permitir la reproducción.

Es lo que se conoce como "**baja depresión endogámica**" (*MARTINOSSI-ALLIBERT ET AL.* 01/20/2023) (en animales en cambio, se habla de "alta depresión endogámica"). Puedes imaginarlo en el siguiente esquema:

Hongo haploide	Juego de alelos Clave: a = muerte; A = bueno; a = malo pero permite vivir hasta la reproducción	Decisión
1	A B C D e F G H I J K	Muere
2	A B C D E F g H I J K	Vive
3	A B c D E F G H I J K	Vive

Aunque los hongos homotálicos hagan "autoendogamia" consigo mismos, la condena endogámica no es tan grave como en animales. Porque hay certeza de que la mayoría de alelos son buenos y permiten la supervivencia. En el ejemplo anterior, el hongo homotálico 1 moriría rápidamente por tener el alelo malo de muerte. Los otros dos, 2 y 3, pueden seguir hasta la reproducción.

Los dos pueden autofecundarse con certeza de que no engendrarán nuevos hongos con algún alelo mortal… porque simplemente ese alelo ya se purgó. Y lo mismo si 2 y 3 decidieran reproducirse: engendrarían nuevos hongos con varias combinaciones (por ejemplo, un hongo A B c D E F g H I J K)… pero con mayor certeza de que no tendrá el alelo mortal e, *porque ya se purgó*, jaja.

¿Entendiste?

De hecho, es una de las explicaciones a por qué la autofecundación en hongos homotálicos existe y no es tan castigadora. Tiene sentido: en contextos donde una población de hongos sea baja, o catastróficamente que solo haya un individuo, sin posibilidad de encontrar

pareja, y que las condiciones ambientales fuercen la reproducción sexual por encima de la asexual, la autofecundación es una salida (*MARTINOSSI-ALLIBERT ET AL.* 01/20/2023).

Ciertamente menos efectiva porque el crossing over no dará a tantas combinaciones favorables de genes como en la reproducción sexual con otro individuo, pero por lo menos hay más probabilidad de que no surjan combinaciones con alelos letales. Permitiendo una expansión de nuevos individuos algo estable para resistir los cambios ambientales. Comprueba las Ilustraciones 96 y 97 para una explicación complementada.

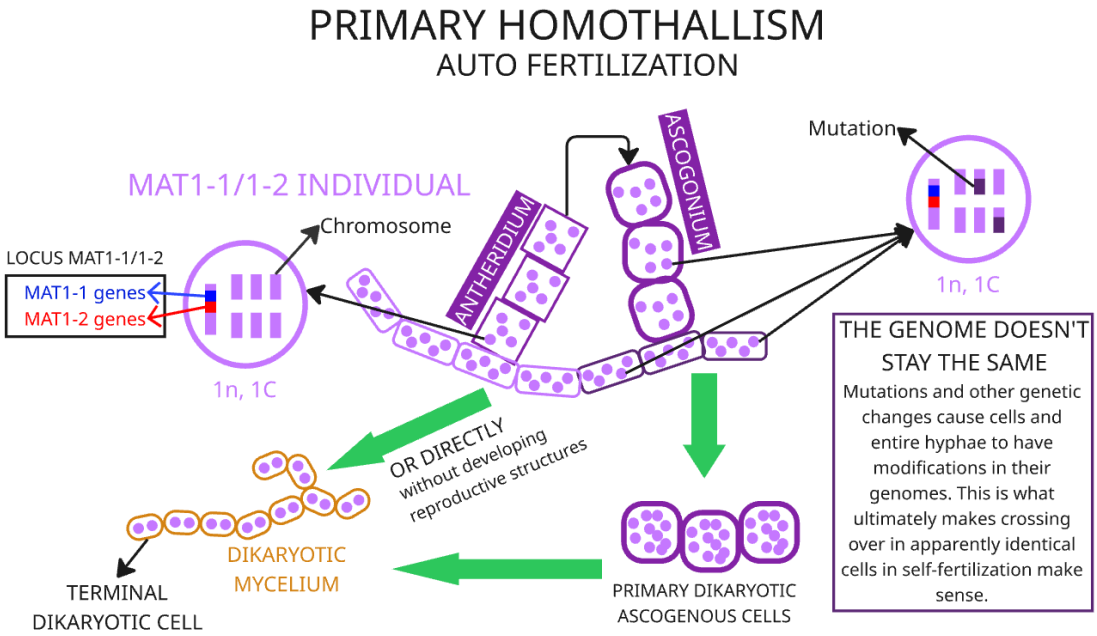


Ilustración 96. **El homotalismo en la versión de la autofecundación**. Aquí se representa a una hifa de un mismo individuo MAT1-1/1-2, en donde el anteridio fecunda al ascogonio del mismo individuo. Esto da origen eventualmente al micelio dicariótico, aunque también se puede obviar la formación de estructuras reproductivas y que alguna célula multinucleada (o algunas) del micelio vegetativo directamente de origen al micelio dicariótico.

Pero eso no es lo importante en la auto fertilización homotálica. Piensa que, inicialmente, no tiene sentido. ¿Por qué hacer cariogamia de dos núcleos MAT1-1/1-2 que proceden del mismo individuo? Literalmente "son iguales" por ser del mismo individuo, el crossing over no tendría sentido porque no hay alelos u otras versiones de los genes, solo existe una versión de cada gen en los genomas de todos los núcleos de un individuo fúngico…

O eso es lo que idealmente pasaría. No solo en el homotalismo de tipo autofertilización. En cualquier otro contexto, las células del micelio vegetativo de un individuo no son necesariamente "iguales". Se dice mejor que son "idénticos".

En esta imagen, nota que la sección de la hifa que da origen al ascogonio, tiene los bordes más oscuros. Esto representa que algunos genes en los núcleos han experimentado mutaciones, y al no ser dañinos, se han heredado a las siguientes células generadas por mitosis en la hifa, incluido el ascogonio.

"Los núcleos son idénticos en todo el individuo", pero ya no iguales. Las mutaciones y otros cambios genéticos se van acumulando en los hongos a lo largo de su vida, y se ve influenciado por muchos factores externos: estrés, ataque de otros organismos, toxinas, agentes físicos, etc.

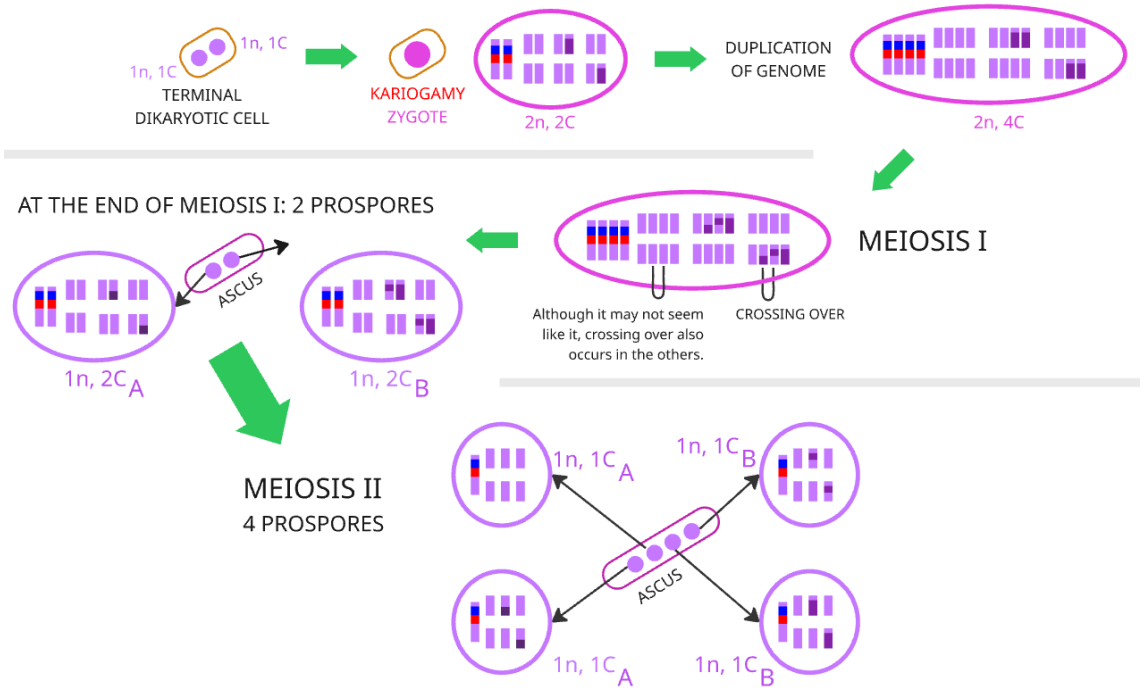


Ilustración 97. **El proceso de meiosis en el homotalismo de tipo autofertilización**. Ocurre igual que en el homotalismo de tipo "outcrossing" (Ilustración 93) y en el heterotalismo (Ilustraciones 90 y 91). Aunque pareciera inicialmente que no ocurre mucho, es por las mutaciones que el crossing over tiene sentido en algunos grupos de cromátidas en la meiosis I.

El crossing over ocurre en los otros grupos, pero en este ejemplo, al ser iguales, no se nota el intercambio de secciones. Para diferenciar los tipos genéticos de prosporas generadas, las he designado como A y B, en este ejemplo…

Parece un sinsentido y muy similar a que el hongo simplemente optara por realizar reproducción asexual, en la que genera clones de las células, y si alguna experimenta mutaciones que no son letales, igualmente se clonarán.

El problema es que las mutaciones no son necesariamente "buenas", algunas sí hacen la vida más complicada, pero "no matan", y eso acumulativamente acaba extinguiendo una población al ser demasiado desventajoso.

En la mitosis los procesos de reparación del ADN no son tan exhaustivos, cualquier mutación mala se heredará si es que no causa una muerte inmediata. En la meiosis sí existen mecanismos de reparación más complejos (*Blackford and Stucki* 04/2020), las mutaciones pueden purgarse o incluso "aprobar" la herencia si es que resultan no ser tan dañinas, o ser equivalentes a la secuencia original (mutaciones silenciosas). Esta puede ser una de las razones por las que elegir la autofertilización en el homotalismo puede ser más ventajoso que simplemente la reproducción asexual.

Ilustración 98. (*POLARITY*).

Aprovecho para decir que el término “homotalismo” es laxo. Porque bajo él no solo se abarca al homotalismo primario que expliqué antes, sino también a otras estrategias de reproducción extrañas que no encajan en el heterotalismo. Una de esas es el pseudohomotalismo.

Primero recordemos de qué iba el heterotalismo: dos individuos MAT1-1 y MAT1-2 se encuentran (no nos olvidemos de que las células en las hifas de los individuos son multinucleadas), generan un micelio dicariótico en donde cada célula tiene estrictamente dos núcleos (uno MAT1-1 y otro MAT1-2), y generarán un ascocarpo que creará ascoesporas, unas de identidad MAT1-1 y otras de identidad MAT1-2.

En el homotalismo verdadero o primario, un individuo tiene las dos identidades (MAT1-1/MAT1-2), tal que luego generará más ascoesporas igualmente MAT1-1/MAT1-2.

Centrándonos de nuevo en el heterotalismo. Un individuo heterotálico solo podía tener una identidad MAT, por eso sus núcleos, y por ende las células de las hifas vegetativas (“normales”) son monocarióticos. El mecanismo de reproducción sexual era: anteridio multinucleado de MAT1-1 se encuentra con ascogonio septado multicelular multinucleado de MAT1-2. Los núcleos de ambos son haploides.

Los núcleos del anteridio migran a las células del ascogonio, tal que el ascogonio se convierte en un micelio dicariótico, con células inicialmente multinucleadas heterocarióticas (pues albergan los núcleos MAT1-2 del propio ascogonio, y además los núcleos MAT1-1 del anteridio), y luego se convierten en células dicarióticas con estrictamente dos núcleos: uno MAT1-1 y otro MAT1-2.

En las crecientes hifas del micelio dicariótico, la célula terminal se convertirá en asco, y sus dos núcleos experimentarán cariogamia (fusión) formando un cigoto que será diploide. No está de más recordar que el micelio dicariótico se rodea de hifas estériles, que al igual que el micelio vegetativo “normal”, está hecho de células septadas multinucleadas haploides

monocarióticas (obviamente son del tipo MAT1-2, pues en este ejemplo, el individuo que generaba el ascogonio era MAT1-2), formando el ascocarpo.

En el pseudohomotalismo, el micelio vegetativo de un individuo ya es dicariótico por defecto (*CORCORAN* 2013). Las hifas son igualmente septadas y multinucleadas, pero los núcleos son de dos tipos: MAT1-1 y MAT1-2. Esa es la diferencia con el verdadero homotalismo (en este, los núcleos tienen un locus con genes MAT1-1 y MAT1-2 juntos en el mismo núcleo, por eso hablamos de núcleos MAT1-1/MAT1-2) (Ilustración 99). El principal modelo de estudio del pseudohomotalismo es *Neurospora tetrasperma*.

Se sabe que el rol de anteridio en *N. tetrasperma* es ejercido por las alternativas unicelulares: los conidios, concretamente los macroconidios (*DAVIS* 2000; *CORCORAN* 2013) (igualmente multinucleados heterocarióticos [52]). Aparte de eso, la lógica es la misma que en el homotalismo verdadero: pareciera que no se está haciendo nada porque un macroconidio de un individuo dona sus núcleos MAT1-1 y MAT1-2 a las células del ascogonio de ese mismo individuo, que ya tienen de por sí núcleos MAT1-1 y MAT1-2.

… Pero considerando las mutaciones y demás cosas que pueden ocurrir para que no todos los núcleos sean exactamente iguales… seh. Con el crossing over, esos errores pueden purgarse, o corregirse y mezclarse para su posterior herencia.

En *N. tetrasperma* se han hecho estudios sobre su capacidad de realizar el pseudohomotalismo involucrando dos individuos distintos (es decir, outcrossing). Pero todo apunta a que la autofertilización es la forma predominante en la naturaleza. En laboratorio sí se logran obtener individuos de *N. tetrasperma* perfectamente monocariontes (MAT1-1 o MAT1-2) (*JACOBSON* 09/29/1995; *POWELL ET AL.* 01/03/2001).

La generación de las ascosporas en *N. tetrasperma* también es extraño. Se generan efectivamente 8 núcleos haploides 1n1C al final de la mitosis. Pero estas se organizan tal que se forman solamente 4 ascosporas, cada una con dos núcleos: uno MAT1-1 y el otro MAT1-2 (Ilustración 100). Esto es lo que asegura que, cuando se libere la ascospora, inicie un nuevo micelio dicarionte. Lo mismo ocurre en *P. anserina* (*GROGNET AND SILAR* 07/04/2015).

[52] Desconozco si los microconidios asexuales de *N. tetrasperma* también participan. Aparentemente sí existen (*BYRDE AND WILLETTS* 1977b), pero, ¿serán uninucleados como en otros ascomicetos? Yo me declinaría a que no, a que como mínimo los microconidios asexuales de *N. tetrasperma* son binucleados siendo los dos núcleos de diferente identidad MAT. Si no, ¿cómo dan luego origen al micelio heterocariótico?

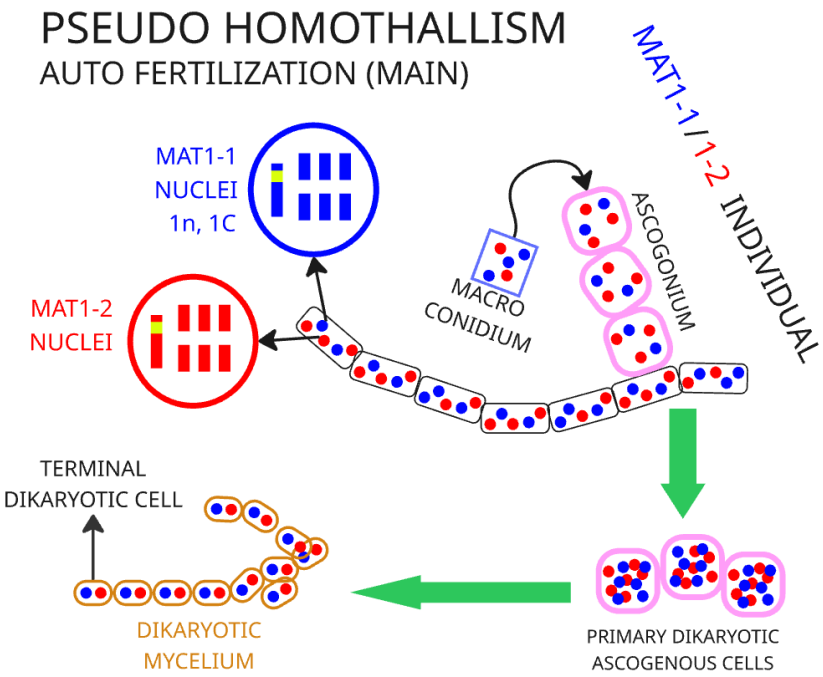


Ilustración 99. **En la naturaleza se ha observado que el modo de reproducción pseudohomotálico es de autofertilización**. Aparentemente un individuo tiene ambos locus MAT1-1 y MAT1-2 en su genoma, así como con el homotalismo, la diferencia está en que, en este caso, los locus no están juntos o algo así. Lo que ocurre es que, literalmente, hay dos tipos de núcleos, unos de identidad MAT1-1, y otros de identidad MAT1-2. Pero aparte de eso, no hay mucho más. La autofecundación ocurre, y eventualmente se crea el micelio dicariótico. El dilema del crossing over en este tipo de autoendogamia ocurre igual a como se explicó anteriormente con el homotalismo de autofertilización.

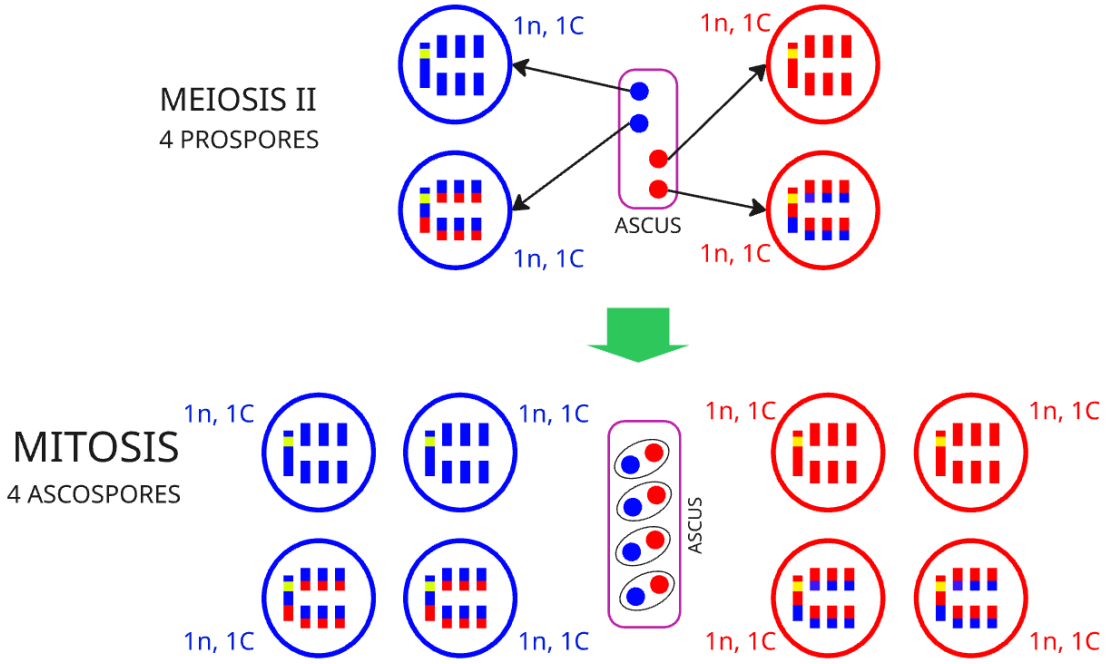


Ilustración 100. Una particularidad interesante en el pseudohomotalismo de hongos como *N. tetrasperma* o *P. anserina*, es que los 8 núcleos haploides generados no se disponen luego en 8 ascosporas individuales, sino que se organizan en pares, en 4 ascosporas. Los pares son obviamente de distinta identidad MAT. Así es como luego crecerán como individuos dicarióticos en el ambiente.

Referencias.

ABDEL TM, EL-SHEIKH HH. 05/2016 May. **Mycology**. OMICS eBooks Group. [accessed 2025 Oct 15]. https://www.researchgate.net/publication/326207059_Mycology.

ADAIR C. 2021. **Fungi**. In: Green LH, Goldman E, editors. Practical Handbook of Microbiology. 4th ed. Boca Raton: CRC Press. [accessed 2025 Aug 21]. https://www.google.com/books/edition/Practical_Handbook_of_Microbiology/F60jEAAAQBAJ?hl=en&gbpv=1.

ADAMS TH, WIESER JK, YU J-H. 03/1998. **Asexual Sporulation in *Aspergillus nidulans***. Microbiology and Molecular Biology Reviews. 62(1):35–54. doi:10.1128/MMBR.62.1.35-54.1998. [accessed 2025 Aug 31]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC98905/. ISSN: 1092-2172.

AGNELLO C, ALVARADO P, LOIZIDES M. 09/09/2018. **Sarcopeziza (Pezizaceae, Ascomycota), a new monotypic genus for Inzenga's old taxon Peziza sicula**. Ascomycete.org Journal. 10(4):177–186. doi:10.25664/ART-0240. [accessed 2025 Aug 25]. https://www.researchgate.net/publication/327561187_Sarcopeziza_Pezizaceae_Ascomycota_a_new_monotypic_genus_for_Inzenga%27s_old_taxon_Peziza_sicula.

ALAN_ROCKEFELLER. 10/25/2014 Oct 25. **Foto 5767177, (c) Alan Rockefeller, algunos derechos reservados (CC BY), subido por Alan Rockefeller**. iNaturalist. [accessed 2025 Sep 5]. https://ecuador.inaturalist.org/photos/5767177.

ASCOMYCETE ORG. 08/02/2023 Aug 2. **Cookeina speciosa**. Ascomycete.org: 2000 Pezizales Project. [accessed 2025 Sep 4]. https://ascomycete.org/2000-Pezizales/Species/Cookeina-speciosa?mapid=118.

AVERRE C. 2009. **Image Number: 1563315. Bread mold (Rhizopus stolonifer (Ehrenb.) Vuill.)**. Forestry Images. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.forestryimages.org/browse/image/1563315.

B L O O M. 09/19/2025 Sep 19. **XXX** . Pixiv. [accessed 2025 Oct 14]. https://www.pixiv.net/en/artworks/135300660.

BELLEMÈRE A. 1994. **Ascospore Wall Development**. In: Ascoporogenesis. In: Ascomycete Systematics. Problems and Perspectives in the Nineties. Nueva York: Springer Science + Business Media. p. 121–122. [accessed 2025 Sep 3]. https://www.google.com/books/edition/Ascomycete_Systematics/3THvBwAAQBAJ?hl=en&gbpv=1.

BENNETT RJ, TURGEON BG. 10/14/2016. **Fungal Sex: The Ascomycota**. Microbiol Spectr. 4(5). doi:10.1128/microbiolspec.FUNK-0005-2016. [accessed 2025 Aug 10]. https://journals.asm.org/doi/full/10.1128/microbiolspec.funk-0005-2016. ISSN: 2165-0497.

BENTLEY R. 1861. **Reproduction of Thallogens**. In: Section 3: Phisiology of the Organs of Reproduction. In: Chapter 1: Special Phisiology. In: Book III: Phisiology or Organology. In: A Manual of Botany. Including the Structure, Functions, Classification, Properties and Uses of Plants. Londres: John Churchill. p. 749–750. [accessed 2025 Aug 23].

https://www.google.com/books/edition/A_Manual_of_Botany_including_the_structu/okI5ZyNVtWEC?hl=en&gbpv=0.

BENUTZER:IXITIXEL. 05/14/2012. **Schemazeichnung Pseudothecium von Didymella bryoniae**. Wikimedia Commons. [accessed 2025 Aug 24]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Scheme_Pseudothecium_von_Didymella_brioniae.png.

BISTIS GN. 04/1998. **Physiological Heterothallism and Sexuality in Euascomycetes: A Partial History**. Fungal Genetics and Biology. 23(3):213–222. doi:10.1006/fgbi.1998.1050. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1087184598910507. ISSN: 10871845.

BISTIS GN, PERKINS DD, READ ND. 2003. **Different cell types in Neurospora crassa**. Fungal Genetic Reports. 50(8):17–19. [accessed 2025 Aug 21]. https://newprairiepress.org/cgi/viewcontent.cgi?article=1154&context=fgr.

BISTIS GN, RAPER JR. 10/1963. **Heterothallism and Sexuality in Ascobolus stercorarius**. Am J Bot. 50(9):880–891. doi:10.1002/j.1537-2197.1963.tb06567.x. [accessed 2025 Aug 18]. https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1002/j.1537-2197.1963.tb06567.x. ISSN: 0002-9122.

BJOERNS. 10/18/2020 Oct 18. **Orange peel fungus (Aleuria aurantia)**. Wikimedia Commons: iNaturalist. [accessed 2025 Sep 5]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Aleuria_aurantia_101051320.jpg.

BLACKFORD AN, STUCKI M. 04/2020. **How Cells Respond to DNA Breaks in Mitosis**. Trends Biochem Sci. 45(4):321–331. doi:10.1016/j.tibs.2019.12.010. [accessed 2025 Sep 1]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0968000420300086. ISSN: 09680004.

BODDY L. 2016. **Genetics – Variation, Sexuality, and Evolution**. In: The Fungi. Academic Press. p. 99–139. [accessed 2025 Aug 10]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780123820341000049.

BOSSE M, MEGENS H, DERKS MFL, DE CARA ÁMR, GROENEN MAM. 01/08/2019. **Deleterious alleles in the context of domestication, inbreeding, and selection**. Evol Appl. 12(1):6–17. doi:10.1111/eva.12691. [accessed 2025 Aug 26]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC6304688/. ISSN: 1752-4571.

BRI. **[unknown artwork]**. Pinterest. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.pinterest.com/pin/3729612268783777/.

BRUN S, KUO H-C, JEFFREE CE, THOMSON DD, READ N. 10/31/2021. **Courtship Ritual of Male and Female Nuclei during Fertilization in Neurospora crassa**. Microbiol Spectr. 9(2). doi:10.1128/Spectrum.00335-21. [accessed 2025 Aug 20]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8509652/. ISSN: 2165-0497.

BYRDE RJW, WILLETTS HJ. 1977a. **Structure and Morphogenesis: Stromata**. In: The Brown Rot Fungi of Fruit. Their Biology and Control. Pergamon Press. p. 37–40. [accessed 2025 Aug 23]. https://www.google.com/books/edition/The_Brown_Rot_Fungi_of_Fruit/nqvYBAAAQBAJ.

BYRDE RJW, WILLETTS HJ. 1977b. **Microconidia**. In: The Brown Rot Fungi of Fruit. Their Biology and Control. Pergamon Press. p. 46–49. [accessed 2025 Aug 27]. https://www.google.com/books/edition/The_Brown_Rot_Fungi_of_Fruit/nqvYBAAAQBAJ?hl=en&gbpv=1&dq=microconidia+in+neurospora+tetrasperma&pg=PA47&printsec=frontcover.ISBN: 9781483151892.

CALOW G. 04/05/2010 Apr 5. **Blistered Cup Fungus - Peziza vesiculosa**. NatureSpot. [accessed 2025 Sep 5]. https://www.naturespot.org/species/blistered-cup-fungus.

CAN LOO. 01/25/2025 Jan 25. **月村手毬** . Pixiv. [accessed 2025 Oct 13]. https://www.pixiv.net/en/artworks/126569556.

CANTU-JUNGLES TM, RUTHES AC, EL-HINDAWY M, MORENO RB, ZHANG X, CORDEIRO LMC, HAMAKER BR, IACOMINI M. 03/2018. **In vitro fermentation of Cookeina speciosa glucans stimulates the growth of the butyrogenic Clostridium cluster XIVa in a targeted way**. Carbohydr Polym. 183:219–229. doi:10.1016/j.carbpol.2017.12.020. [accessed 2025 Feb 28]. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/29352878/. ISSN: 01448617.

CARMICHAEL JW. 1981. **Pleomorphism**. In: Cole GT, Kendrick B, editors. Biology of Conidial Fungi. Vol. 1. Academic Press. p. 135–142. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.google.com/books/edition/Biology_of_Conidial_Fungi_Volume_1/PXlagP3HG0cC.

CARRASCO-ZUBER JE, NAVARRETE-DECHENT C, BONIFAZ A, FICH F, VIAL-LETELIER V, BERROETA-MAURIZIANO D. 12/2016. **Afectación cutánea en las micosis profundas: una revisión de la literatura. Parte 2. Micosis sistémicas**. Actas Dermosifiliogr. 107(10):816–822. doi:10.1016/j.ad.2016.06.001. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.researchgate.net/publication/305920011_Afectacion_cutanea_en_las_micosis_profundas_una_revision_de_la_literatura_Parte_II_Micosis_sistemicas. ISSN: 00017310.

CHAUBE HS, PUNDHIR VS. 2022. **Phylum: Ascomycota and Plant Diseases**. In: Crop Diseases and their Management. Delhi: PHI Learning Private Limited. p. 388–453. [accessed 2025 Aug 20]. https://www.google.com/books/edition/CROP_DISEASES_AND_THEIR_MANAGEMENT/NVuG8ytpq7YC.ISBN: 9788120326743.

CHAVES T, SANTOS XAVIER J, GONÇALVES DOS SANTOS A, MARTINS-CUNHA K, KARSTEDT F, KOSSMANN T, SOURELL S, LEOPOLDO E, FORTUNA FERREIRA MN, FARIAS R, ET AL. 07/09/2024. **Innovative infrastructure to access Brazilian fungal diversity using deep learning**. PeerJ. 12:e17686. doi:10.7717/peerj.17686. [accessed 2025 Sep 4]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC11243970/. ISSN: 2167-8359.

COLFUNGI. 2021. **Cookeina speciosa (Fr.) Dennis**. In: Useful Fungi of Colombia. Royal Botanical Gardens, Kew. [accessed 2025 Aug 7]. https://colfungi.org/taxon/urn:lsid:indexfungorum.org:names:362244/general-information.

CORCORAN P. 2013. **Neurospora tetrasperma from Natural Populations. Toward the Population Genomics of a Model Fungus**. Acta Universitatis Upsaliensis Uppsala.:54. [accessed 2025 Aug 27]. https://uu.diva-portal.org/smash/get/diva2:654771/FULLTEXT01.pdf.ISBN: 978-91-554-8771-3.

COUSIN MA. 2014. **FUNGI | Classification of the Eukaryotic Ascomycetes**. In: Encyclopedia of Food Microbiology. Elsevier. p. 35–40. [accessed 2025 Aug 24]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780123847300001373.

CRANSHAW W. 2017. **Image Number: 5569195. Peach leaf curl (Taphrina deformans (Berk.) Tul.)**. Insect Images. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.insectimages.org/browse/image/5569195.

DALTO M, DANIELS J. 2015. **Clinical Laboratory Identification of Ascomycota**. In: Goldman E, Green LH, editors. Fungi. In: Practical Handbook of Microbiology. 3rd ed. Boca Raton: CRC Press. p. 937–962. [accessed 2025 Aug 24]. https://www.google.com/books/edition/Practical_Handbook_of_Microbiology/eCusCQAAQBAJ?hl=en&gbpv=1&dq=chasmothecium+is+a+type+of+cleistothecium&pg=PA947&printsec=frontcover.ISBN: 9781466587403.

DAVIS RH. 2000. **Cell Recognition, Population Biology, and Evolution**. In: Neurospora. Contributions of a Model Organism. Nueva York: Oxford University Press. [accessed 2025 Sep 2]. https://www.google.com/books/edition/Neurospora/gtPhBwAAQBAJ?hl=en&gbpv=1&dq=neurospora+tetrasperma+ascogonium&pg=PT410&printsec=frontcover.

DEBUCHY R, BERTEAUX-LECELLIER V, SILAR P. 04/30/2014. **Mating Systems and Sexual Morphogenesis in Ascomycetes**. In: Cellular and Molecular Biology of Filamentous Fungi. Washington, DC, USA: ASM Press. p. 501–535. [accessed 2025 Aug 16]. https://www.researchgate.net/publication/250917349_Mating_Systems_and_Sexual_Morphogenesis_in_Ascomycetes.

DEEPSTUDIO. **hum...** Pinterest.

DÍAZ-AYALA LA. 2024. **Estudio etnomicológico de la diversidad de macrohongos y su importancia biocultural en la comunidad Kichwa Añangu, Parque Nacional Yasuní** [Trabajo de Integración Curricular. Tipo: Proyecto de Investigación]. [Riobamba]: Escuela Superior Politécnica de Chimborazo. [accessed 2025 Feb 28]. http://dspace.espoch.edu.ec/bitstream/123456789/23438/1/73T00102.pdf.

DIJKSTRA P, ISHIZU A, DOUCETT R, HART SC, SCHWARTZ E, MENYAILO O V., HUNGATE BA. 11/2006. **13C and 15N natural abundance of the soil microbial biomass**. Soil Biol Biochem. 38(11):3257–3266. doi:10.1016/j.soilbio.2006.04.005. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.researchgate.net/publication/222697903_13C_and_15N_natural_abundance_of_the_soil_microbial_biomass. ISSN: 00380717.

DU X-H, YANG ZL. 08/18/2021. **Mating Systems in True Morels (*Morchella*)**. Microbiology and Molecular Biology Reviews. 85(3). doi:10.1128/MMBR.00220-20. [accessed 2025 Aug 10]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC8483713/. ISSN: 1092-2172.

DUBE HC. 2013. **An Introduction to Fungi**. 4th ed. Scientific Publishers (India). [accessed 2025 Aug 17]. https://www.google.com/books/edition/An_Introduction_to_Fungi_4th_Ed/ZFA4DwAAQBAJ.ISBN: 9789386347398.

ECKEL PM. 2010a. **biguttulatus,-a,-um**. Missouri Botanical Garden A Grammatical Dictionary of Botanical Latin. [accessed 2025 Sep 3]. https://www.mobot.org/mobot/latindict/keyDetail.aspx?keyWord=guttulatus.

ECKEL PM. 2010b. **Textura, -ae**. Missouri Botanical Garden A Grammatical Dictionary of Botanical Latin. [accessed 2025 Sep 2]. https://www.mobot.org/mobot/latindict/keyDetail.aspx?keyWord=textura.

EGERTOVÁ Z. 03/17/2016 Mar 17. **Rod Cookeina na Borneu**. Česká mykologická společnost. [accessed 2025 Sep 5]. https://www.myko.cz/clanek1551/.

EKANAYAKA AH, HYDE KD, ZHAO Q. 2016. **The genus Cookeina**. Mycosphere. 7(9):1399–1413. doi:10.5943/mycosphere/7/9/13. [accessed 2025 Sep 2]. https://www.mycosphere.org/pdf/Mycosphere_7_9_13.pdf. ISSN: 2077-7019.

ELHADY SS, GODA MS, MEHANNA ET, ELFAKY MA, KOSHAK AE, NOOR AO, BOGARI HA, MALATANI RT, ABDELHAMEED RFA, WAHBA AS. 05/18/2022. **Meleagrin Isolated from the Red Sea Fungus Penicillium chrysogenum Protects against Bleomycin-Induced Pulmonary Fibrosis in Mice**. Biomedicines. 10(5):1164. doi:10.3390/biomedicines10051164. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.mdpi.com/2227-9059/10/5/1164. ISSN: 2227-9059.

FEDE2CR. 10/09/2021 Oct 9. **Cookeina speciosa 162555396**. Wikimedia Commons: iNaturalist. [accessed 2025 Aug 7]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Cookeina_speciosa_162555396.jpg.

FINCHAM JRS. 2001. **Tetrad Analysis**. In: Brenner's Encyclopedia of Genetics. Elsevier. p. 53–57. [accessed 2025 Aug 24]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B978012374984001531X.

FRIES EM. 1822. **Systema mycologicum, sistens fungorum ordines, genera et species, huc usque cognitas, / quas ad normam methodi naturalis determinavit, disposuit atque descripsit Elias Fries, acad. carolinae adjunctus, reg. acad. scient. Holm., plurr. acad. et soc. membrum. ; Voluminis II Sectio I [Voluminis II. [Sect. II]]**. [accessed 2025 Sep 4]. https://bibdigital.rjb.csic.es/records/item/10326-systema-mycologicum-volumen-ii.

FUAD A, AMMARI A. **Sub division 2: Ascomycotina. Class: Ascomycetes**. Taxonomy of Fungi Lecture 7. [accessed 2025 Aug 10]. https://sciences.uodiyala.edu.iq/uploads/00%20Abdullah%20New%20website/Lectures/bio/%D8%AF.%20%D8%A7%D9%86%D8%B9%D8%A7%D9%85%20%D9%81%D8%A4%D8%A7%D8%AF/%D8%AA%D8%B5%D9%86%D9%8A%D9%81%20%D9%81%D8%B7%D8%B1%D9%8A%D8%A7%D8%AA/Lecture.7.pdf.

FUKUMORI Y, NAKAJIMA M, AKUTSU K. 10/2004. **Microconidia act the role as spermatia in the sexual reproduction of Botrytis cinerea**. Journal of General Plant Pathology. 70(5):256–260. doi:10.1007/s10327-004-0124-9. [accessed 2025 Aug 10]. https://www.researchgate.net/publication/226000170_Microconidia_act_the_role_as_spermatia_in_the_sexual_reproduction_of_Botrytis_cinerea. ISSN: 1345-2630.

FZTT. 08/16/2024 Aug 16. **お菓子**. Pixiv. [accessed 2025 Oct 13]. https://www.pixiv.net/en/artworks/121541204.

FZTT. 04/17/2025 Apr 17. **デパート**. Pixiv. [accessed 2025 Oct 14]. https://www.pixiv.net/en/artworks/129399786.

GACBE. **Ascomycotina. The "Sacfungi."** Government Arts College (Autonomous) அரசு கலைக் கல்லூரி (தன்னாட்சி) Coimbatore. [accessed 2025 Oct 15]. https://gacbe.ac.in/pdf/ematerial/18MBO11C-U4.pdf.

GAMBOA-TRUJILLO JP. 2019. **Macrohongos. Notas etnomicológicas y técnicas de colecta de campo**. Quito: LNS. [accessed 2025 Aug 7]. https://redbibliotecas.quito.gob.ec/cgi-bin/koha/opac-detail.pl?biblionumber=60532.

GARCÍA SC. 2006. **Hongos del Yumka'. Guía ilustrada**. Villahermosa: Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. [accessed 2025 Sep 2]. https://www.google.com/books/edition/Hongos_del_Yumka_Guia_ilustrada/gA4E8l5JMEkC?hl=en&gbpv=0.ISBN: 9789685748940.

GELPI C. 09/17/2016a Sep 17. **Pseudopithyella minuscula**. Sociedad Micológica Extremeña. [accessed 2025 Sep 5]. https://micoex.org/2016/09/17/pseudopithyella-minuscula/.

GELPI C. 09/17/2016b Sep 17. **Ascobolus furfuraceus/Ascobolus stercorarius**. Sociedad Micológica Extremeña. [accessed 2025 Aug 15]. https://micoex.org/2016/09/17/ascobolus-furfuraceus/.

GONSALVES TA. 07/01/2017 Jul 1. **Fly agaric mushroom (Amanita muscaria). Aramby Shola, Ooty, The Nilgiris, Tamilnadu, India. Elev. 2,350m (7,710')**. Wikimedia Commons. [accessed 2025 Sep 4]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Fly_agaric_mushroom_Ooty_Jul17_DSC04142.jpg.

GOULD AB. 2009. **Fungi: Plant Pathogenic**. In: Encyclopedia of Microbiology. Academic Press. p. 457–477. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780123739445003473.

GRIFFITHS AJF, MCCLUSKEY K. 07/03/2025 Jul 3. **Information about Neurospora: Life Cycles**. Fungal Genetics Stock Center. [accessed 2025 Aug 28]. https://www.fgsc.net/Neurospora/sectionB2.htm.

GROGNET P, SILAR P. 07/04/2015. **Maintaining heterokaryosis in pseudo-homothallic fungi**. Commun Integr Biol. 8(4):e994382. doi:10.4161/19420889.2014.994382. [accessed 2025 Sep 2]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC4594319/. ISSN: 1942-0889.

GUZMÁN G. 2003. **The Project on the Fungi of El Edén Ecological Reserve, Quintana Roo**. In: Fungi in the Maya Culture: Past, Present, and Future. In: The Lowland Maya Area. Three Millennia at the Human-Wildland Interface. Boca Raton: CRC Press/Taylor & Francis. p. 321–326. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.google.com/books/edition/The_Lowland_Maya_Area/B7cxEQAAQBAJ?hl=en&gbpv=1&dq=cookeina+speciosa&pg=PA321&printsec=frontcover.

GWYNNE-VAUGHAN H. 1922. **Ascomycetes**. In: Fungi. Ascomycetes, Ustilaginales, Uredinales. Cambridge University Press. p. 34–54. [accessed 2025 Aug 21]. https://www.google.com/books/edition/Fungi/KvgM2m6L-Z4C?hl=en&gbpv=0.

HASNAH J, TAJUDDIN R, KHADIJAH AI. 2014. **Macrofungi of a Healthy Campus**. Penerbit Universiti Sains Malaysia. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.google.com/books/edition/Macrofungi_of_a_Healty_Campus_Penerbit_U/kL1rCQAAQBAJ?hl=en&gbpv=0.

HASSELQUIST NJ, DOUHAN GW, ALLEN MF. 08/06/2011. **First report of the ectomycorrhizal status of boletes on the Northern Yucatan Peninsula, Mexico determined using isotopic**

methods. Mycorrhiza. 21(6):465–471. doi:10.1007/s00572-010-0355-x. [accessed 2025 Sep 4]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC3134708/. ISSN: 0940-6360.

HEIKALA. 01/10/2024 Jan 10. **傘** . Pixiv. [accessed 2025 Oct 13]. https://www.pixiv.net/en/artworks/115049672.

HENGSTMENGEL J. 06/21/2020. **Emendations to tissue typology in discomycetes**. Mycol Prog. 19(6):543–558. doi:10.1007/s11557-020-01577-5. [accessed 2025 Sep 2]. https://link.springer.com/article/10.1007/s11557-020-01577-5. ISSN: 1617-416X.

HOLMES G. 2012. **Image Number: 5606886. Apple scab (Venturia inaequalis (Cooke) G. Wint.)**. Forestry Images. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.forestryimages.org/browse/image/5606886.

INGOLD CT. 01/1980. **Mycelium, oidia and sporophore initials in Flammulina velutipes**. Transactions of the British Mycological Society. 75(1):107–116. doi:10.1016/S0007-1536(80)80200-2. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0007153680802002. ISSN: 00071536.

ISHIROROY. 02/12/2025 Feb 12. **#ブルアカ．ミカ**. X (Twitter). [accessed 2025 Aug 7]. https://x.com/Ishiroroy/status/1889702320017121787.

ITURRIAGA T, PFISTER DH. 01/2006. **A monograph of the genus Cookeina(Ascomycota, Pezizales, Sarcoscyphaceae)**. Mycotaxon. 95:137–180. [accessed 2025 Sep 3]. https://www.researchgate.net/publication/286745700_A_monograph_of_the_genus_Cookeina_Ascomycota_Pezizales_Sarcoscyphaceae.

JACOBSON DJ. 09/29/1995. **Sexual dysfunction associated with outcrossing in *Neurospora tetrasperma* , a pseudohomothallic ascomycete**. Mycologia. 87(5):604–617. doi:10.1080/00275514.1995.12026577. [accessed 2025 Sep 2]. https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00275514.1995.12026577. ISSN: 0027-5514.

JBC. 12/14/2024 Dec 14. **Con el fin de la temporada de lluvias, nos despedimos del fascinante *Cookeina speciosa*, conocido como 'hongo de copa.'** Instagram: Jardín Botánico Cartagena. [accessed 2025 Oct 13]. https://www.instagram.com/p/DDj6I1CJmOA/?img_index=3.

JONES AR, DALAL RC. 01/2017. **Enrichment of natural 15N abundance during soil N losses under 20 years of continuous cereal cropping**. Science of The Total Environment. 574:282–287. doi:10.1016/j.scitotenv.2016.08.192. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0048969716318952. ISSN: 00489697.

KABU CHI. 08/08/2025 Aug 8. **Grass wonder**. Pixiv. [accessed 2025 Aug 16]. https://www.pixiv.net/en/artworks/133653573.

KAYA A, UZUN Y. 09/26/2018. **New contributions to the Turkish Ascomycota**. Turk J Botany. 42(5):644–652. doi:10.3906/bot-1712-1. [accessed 2025 Sep 5]. https://www.researchgate.net/publication/327909308_New_contributions_to_the_Turkish_Ascomycota. ISSN: 1300008X.

KENDRICK B. 2020. **Kingdom Eumycota. Phylum 6 - ASCOMYCOTA - the ASCOMYCETES**. In: The Fifth Kingdom. Mycologue Publications Explore this site and find over 800 images of fungi online as an introduction to our compa. [accessed 2025 Aug 25]. https://www.mycolog.com/chapter4a.html.

KIRK KE, MORRIS NR. 11/1991. **The tubB alpha-tubulin gene is essential for sexual development in Aspergillus nidulans.** Genes Dev. 5(11):2014–2023. doi:10.1101/gad.5.11.2014. [accessed 2025 Aug 31]. https://www.researchgate.net/publication/21218983_The_Tubb_Alpha-Tubulin_gene_is_essential_for_sexual_development_in_Aspergillus-Nidulans. ISSN: 0890-9369.

KRINGS M, TAYLOR TN, DOTZLER N. 05/20/2011. **The fossil record of the Peronosporomycetes (Oomycota)**. Mycologia. 103(3):445–457. doi:10.3852/10-278. [accessed 2025 Aug 16]. https://www.tandfonline.com/doi/full/10.3852/10-278. ISSN: 0027-5514.

KRZYSZTOF ZIARNEK K. 08/10/2022 Aug 10. **Claviceps purpurea in Syrkowice near Karlino, NW Poland**. Wikimedia Commons. [accessed 2025 Sep 4]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Claviceps_purpurea_kz02.jpg.

KÜES U. 06/2000. **Life History and Developmental Processes in the Basidiomycete *Coprinus cinereus***. Microbiology and Molecular Biology Reviews. 64(2):316–353. doi:10.1128/MMBR.64.2.316-353.2000. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.researchgate.net/publication/12478115_Life_History_and_Developmental_Processes_in_the_Basidiomycete_Coprinus_cinereus. ISSN: 1092-2172.

KUMAR J, PRASAD SN. **Ascus development in Ascomycetes (FUNGI)**. In: M. Sc. Botany, Part I, Paper II. Nalanda Open University. [accessed 2025 Oct 15]. https://nalandaopenuniversity.cloudhostdns.net/ajax/previewPDF?image=..%2FNOU_MEDIAS%2Fecontent-document%2F1606807872_5fc5f14059b9a.pdf.

LALLEY M. 01/06/2013 Jan 6. **Chorioactis geaster (Peck) Kupfer ex Eckblad**. Wikimedia Commons: Mushroom Observer. [accessed 2025 Sep 5]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Chorioactis_geaster_300617.jpg.

LAZAROW PB. 2016. **Peroxisomes**. In: Encyclopedia of Cell Biology. Elsevier. p. 248–272. [accessed 2025 Aug 16]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780123944474200229.

LEEDER AC, PALMA-GUERRERO J, GLASS NL. 06/16/2011. **The social network: deciphering fungal language**. Nat Rev Microbiol. 9(6):440–451. doi:10.1038/nrmicro2580. [accessed 2025 Aug 28]. https://www.nature.com/articles/nrmicro2580. ISSN: 1740-1526.

LEGNER EF. **Mycology: The Study of Fungi**. In: Discoveries in Natural History & Exploration. University of California, Riverside & Berkeley. [accessed 2025 Aug 17]. https://faculty.ucr.edu/~legneref/fungi/fungi.htm.

LEOVARGAS. 04/09/2022 Apr 9. **Foto 349158587, (c) leovargas, algunos derechos reservados (CC BY-NC), subido por leovargas**. NaturaLista Colombia. [accessed 2025 Sep 5]. https://ecuador.inaturalist.org/photos/349158587.

LERMAN A, CLAUER N. 2007. **Stable Isotopes in the Sedimentary Record**. In: Treatise on Geochemistry. Elsevier. p. 1–55. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780080437514002406.

LI Y, LI T, YANG Z, BAU T, DAI Y. 2024. **Overview, Macrofungal Ascomycetes, Jelly Fungi and Coral Fungi**. In: Atlas of Chinese Macrofungal Resources. Vol. 1. Singapore: Springer Nature Singapore. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.google.com/books/edition/Atlas_of_Chinese_Macrofungal_Resources/JuEKEQAAQBAJ?hl=en&gbpv=0.

LICHIUS A, LORD KM, JEFFREE CE, OBORNY R, BOONYARUNGSRIT P, READ ND. 08/10/2012. **Importance of MAP Kinases during Protoperithecial Morphogenesis in Neurospora crassa**. PLoS One. 7(8):e42565. doi:10.1371/journal.pone.0042565. [accessed 2025 Aug 16]. https://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0042565. ISSN: 1932-6203.

LIU D. 2024. **Classification of medically important fungi**. In: Molecular Medical Microbiology. Academic Press. p. 2763–2777. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780128186190000344.

LORD KM, READ ND. 04/2011. **Perithecium morphogenesis in Sordaria macrospora**. Fungal Genetics and Biology. 48(4):388–399. doi:10.1016/j.fgb.2010.11.009. [accessed 2025 Aug 21]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1087184510002227. ISSN: 10871845.

LOU A, LÓPEZ S, PUGA C. 2021. **Cultivo In Vitro Y Preservación De Macrohongos Silvestres: Salvando Las Potenciales Especies Comestibles Y Medicinales**. Scientia Revista de Investigación de la Universidad de Panamá. 31(1):60–89. [accessed 2025 Sep 3]. https://www.redalyc.org/journal/6517/651769491007/html/.

LOVETT L. 04/07/2025. **Falling for the Enemy. A Sweet Enemies to Lovers Romance**. Wild Fox Press. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.google.com/books/edition/Falling_for_the_Enemy/YFhSEQAAQBAJ?hl=en&gbpv=0.

M0ON_EDUU. **[unknown artwork]**. Pinterest. [accessed 2025 Aug 26]. https://pin.it/2bnouDKOF.

MAC_STAR. 08/26/2025 Aug 26. **0827** . Pixiv. [accessed 2025 Oct 14]. https://www.pixiv.net/en/artworks/134376141.

MAHESHWARI R. 02/1999. **Microconidia of Neurospora crassa**. Fungal Genetics and Biology. 26(1):1–18. doi:10.1006/fgbi.1998.1103. [accessed 2025 Aug 14]. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/10072316/. ISSN: 10871845.

MANGLIK R. 2023. **Ascomycotina**. In: Fungi, Lichen, Viruses and Bacteria. EduGorilla Publication Group. [accessed 2025 Aug 13]. https://www.google.com/books/edition/Fungi_Lichen_Viruses_and_Bacteria/zE46EQAAQBAJ?hl=en&gbpv=1&dq=ascomycota+conidia+are+uninucleate&pg=PA120&printsec=frontcover.

MANGLIK R. 06/23/2023. **Mycology**. EduGorilla Publication Group. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.google.com/books/edition/Mycology/0gw8EQAAQBAJ?hl=en&gbpv=1&dq=oidia+are+the+same+as+conidia&pg=PA42&printsec=frontcover.

MARTINOSSI-ALLIBERT I, AMENT-VELÁSQUEZ SL, SAUPE SJ, JOHANNESSON H. 01/20/2023. **To self or not to self? Absence of mate choice despite costly outcrossing in the fungus *Podospora anserina***. J Evol Biol. 36(1):238–250. doi:10.1111/jeb.14108. [accessed 2025 Aug 27]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC10092876/. ISSN: 1010-061X.

MASADAORA. 08/17/2025 Aug 17. **ヘッドホン女子**. Pixiv. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.pixiv.net/en/artworks/134007815.

MCGINNIS MR, TYRING SK. 1996. **Introduction to Mycology**. In: Baron S, editor. Medical Microbiology. 4th ed. Galveston: University of Texas Medical Branch at Galveston. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.ncbi.nlm.nih.gov/books/NBK8125/.

MEHAK N. **Range and Development of Ascocarps | Fungi**. Biology Discussion. [accessed 2025 Aug 23]. https://www.biologydiscussion.com/fungi/range-and-development-of-ascocarps-fungi/58331.

MILENGE KAMALEBO H, NSHIMBA SEYA WA MALALE H, MASUMBUKO NDABAGA C, DEGREEF J, DE KESEL A. 12/12/2018. **Uses and importance of wild fungi: traditional knowledge from the Tshopo province in the Democratic Republic of the Congo**. J Ethnobiol Ethnomed. 14(1):13. doi:10.1186/s13002-017-0203-6. [accessed 2025 Sep 3]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5809825/. ISSN: 1746-4269.

MOLINA RT. 2021. **[9319] Myriangium bambusae Rick (Myriangiaceae)**. Plantas y Hongos. [accessed 2025 Aug 24]. https://www.plantasyhongos.es/herbarium/htm/Myriangium_bambusae.htm.

MONEY NP, STOLZE-RYBCZYNSKI J, SMITH BE, TRNINIĆ D, DAVIS DJ, FISCHER MWF. 12/2023. **Ascus function: From squirt guns to ooze tubes**. Fungal Biol. 127(12):1491–1504. doi:10.1016/j.funbio.2023.11.001. [accessed 2025 Aug 25]. https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1878614623001125. ISSN: 18786146.

MOORE D, ROBSON GD, TRINCI APJ. 07/2018 Jul. **Hyphal differentiation**. 21st Century Guidebook to Fungi. [accessed 2025 Sep 2]. https://www.davidmoore.org.uk/21st_century_guidebook_to_fungi_platinum/Assets/Hyphal_differentiation_Resources.html#Fig38.

MOURIÑO-PÉREZ RR. 05/2013. **Septum development in filamentous ascomycetes**. Fungal Biol Rev. 27(1):1–9. doi:10.1016/j.fbr.2013.02.002. [accessed 2025 Aug 16]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1749461313000146. ISSN: 17494613.

MUIZ E. **Reproduction of Ascomycota**. In: Biology. Micology. University of Babylon. [accessed 2025 Aug 18]. https://www.uobabylon.edu.iq/eprints/pubdoc_11_3484_561.doc.

MÜLLER E. 1981. **The Bitunicate Ascus**. In: Reynolds DR, editor. Ascomycete Systematics. Nueva York: Springer Series in Microbiology. p. 49–53. [accessed 2025 Aug 25]. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-5844-5_4.

NEBRASKA MUSHROOMS. 08/25/2025 Aug 25. **Pink Fringed Faery Cup. Microstoma floccosum**. Mushrooms of Nebraska. [accessed 2025 Sep 5]. https://nebraskamushrooms.org/species/microstoma-floccosum/.

NEIMAN AM. 12/2005. **Ascospore Formation in the Yeast *Saccharomyces cerevisiae***. Microbiology and Molecular Biology Reviews. 69(4):565–584. doi:10.1128/MMBR.69.4.565-584.2005. [accessed 2025 Aug 26]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC1306807/. ISSN: 1092-2172.

NI M, FERETZAKI M, SUN S, WANG X, HEITMAN J. 12/15/2011. **Sex in Fungi**. Annu Rev Genet. 45(1):405–430. doi:10.1146/annurev-genet-110410-132536. [accessed 2025 Aug 26]. https://www.researchgate.net/publication/51669631_Sex_in_Fungi. ISSN: 0066-4197.

NOVAK LA, KOHN LM. 02/1991. **Electrophoretic and Immunological Comparisons of Developmentally Regulated Proteins in Members of the *Sclerotiniaceae* and Other Sclerotial Fungi**. Appl Environ Microbiol. 57(2):525–534. doi:10.1128/aem.57.2.525-534.1991. [accessed 2025 Aug 23]. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/16348418/. ISSN: 0099-2240.

O'BRIEN J. 2006. **Image Number: 5029001. Carbon balls (Daldinia concentrica (Bolton) Ces. & De Not.)**. Forestry Images. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.forestryimages.org/browse/image/5029001.

OPIOLA J. 09/17/2013 Sep 17. **Xylaria longipes**. Wikimedia Commons. [accessed 2025 Sep 4]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Xylaria_longipes_2013-09-17_2.jpg?uselang=fr.

ORDÓÑEZ ME. 2019. **Cookeina speciosa. Dennis, R.W.G. 1994.** In: Fungi del Ecuador. Quito: Fungario QCAM, Pontificia Universidad Católica del Ecuador. [accessed 2025 Aug 7]. https://bioweb.bio/fungiweb/FichaEspecie/Cookeina%20speciosa.

ORINI. 09/04/2025 Sep 4. **Mulberry**. Pixiv. [accessed 2025 Sep 5]. https://www.pixiv.net/en/artworks/134721550.

ORTEGA-LÓPEZ I, VALENZUELA R, GAY-GONZÁLEZ AD, LARA-CHÁVEZ MABN, LÓPEZ-VILLEGAS EO, RAYMUNDO T. 03/06/2019. **La familia Sarcoscyphaceae (Pezizales, Ascomycota) en México**. Acta Bot Mex.(126). doi:10.21829/abm126.2019.1430. [accessed 2025 Feb 28]. https://www.researchgate.net/publication/331573637_La_familia_Sarcoscyphaceae_Pezizales_Ascomycota_en_Mexico. ISSN: 2448-7589.

PADEN JW. 01/01/1975. **Ascospore germination, growth in culture, and imperfect spore formation in *Cookeina sulcipes* and *Phillipsia crispata***. Canadian Journal of Botany. 53(1):56–61. doi:10.1139/b75-008. [accessed 2025 Sep 3]. https://cdnsciencepub.com/doi/10.1139/b75-008. ISSN: 0008-4026.

PANP. 12/01/2019 Dec 1. **ロシアの未舗装路**. Pixiv. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.pixiv.net/en/artworks/78085845.

PARARANNOUL. **brain rot meme. bro went to visit his friend**. Pinterest. [accessed 2025 Sep 3]. https://www.pinterest.com/pin/352195633380475535/.

PARK H-S, YU J-H. 12/2012. **Genetic control of asexual sporulation in filamentous fungi**. Curr Opin Microbiol. 15(6):669–677. doi:10.1016/j.mib.2012.09.006. ISSN: 13695274.

PFISTER DH, HEALY R. 2021. **Pezizomycetes**. In: Encyclopedia of Mycology. Vol. 1. Elsevier. p. 295–309. [accessed 2025 Aug 21]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780128199909000548.

PHILLIPS-MORA W, AMORES F. **Moniliasis del cacao, un Hongo Mortal**. CropLife. [accessed 2025 Sep 4]. https://croplifela.org/es/plagas/listado-de-plagas/moniliasis-del-cacao.

PIEPENBRING M. 05/20/2015a May 20. **Biologische Schemata, gezeichnet und freigegeben von M. Piepenbring**. Wikimedia Commons. [accessed 2025 Aug 24]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:04_03_02_fruiting_bodies,_Ascomycota_%28M._Piepenbring%29.png.

PIEPENBRING M. 05/20/2015b May 20. **Biologische Schemata, gezeichnet und freigegeben von M. Piepenbring**. Wikimedia Commons. [accessed 2025 Aug 26]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:04_03_57_c_18a_proliferation_of_ascogenous_hyphae,_ascus,_Ascomycota_(M._Piepenbring).png.

PIEPENBRING M. 2021. **Diagramm/Zeichnung von Prof. Meike Piepenbring freigegeben**. Wikimedia Commons. [accessed 2025 Aug 25]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Abb3.4_Fungi_Ascomycota_ascus_asci_prototunicate_operculate_bitunicate_inoperculate_2021_%28M._Piepenbring%29.png.

PINAN-LUCARRÉ B, PAOLETTI M, CLAVÉ C. 04/2007. **Cell death by incompatibility in the fungus Podospora**. Semin Cancer Biol. 17(2):101–111. doi:10.1016/j.semcancer.2006.11.009. [accessed 2025 Aug 26]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1044579X06001234. ISSN: 1044579X.

PLISCHKE J. 2020. **Tuber melanosporum Vittad.** CRO Mushrooms. [accessed 2025 Sep 5]. https://cromushrooms.eu/pregled-vrsta/1348-gljive/fungi/basidiomycota/razred-agaricomycetes/agaricales/porodica-psathyrellaceae/rod-tulosesus/pregled-vrsta?option=com_content&view=article&id=2904.

POELT J. 1973. **Systematic Evaluation of Morphological Characters**. In: The Lichens. Academic Press. p. 91–115. [accessed 2025 Aug 21]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780120449507500088.

PÖGGELER S, NOWROUSIAN M, KÜCK U. 2006. **Fruiting-Body Development in Ascomycetes**. In: The Mycota I. Growth, Differentiation and Sexuality. Berlin/Heidelberg: Springer-Verlag. p. 325–355. [accessed 2025 Mar 12]. https://www.researchgate.net/publication/226911492_Fruiting-Body_Development_in_Ascomycetes.

POLARITY. **Noir<3**. Pinterest. [accessed 2025 Aug 26]. https://pin.it/2k1tshFpZ.

POWELL AJ, JACOBSON DJ, NATVIG DO. 01/03/2001. **Allelic Diversity at the het-c Locus in Neurospora tetrasperma Confirms Outcrossing in Nature and Reveals an Evolutionary Dilemma for Pseudohomothallic Ascomycetes**. J Mol Evol. 52(1):94–102. doi:10.1007/s002390010138. [accessed 2025 Sep 2]. https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/11139299/. ISSN: 0022-2844.

PURWAYANTIE S, SAPUTRI NE, HARTANTI L, SURYADI UE, RAHARJO D. 2022. **Biodiversitas Nabati, Indigenous, dan Edible dari Bumi Uncak Kapuas Kalimantan Barat**. Penerbit NEM.

[accessed 2025 Sep 4]. https://www.google.com/books/edition/Biodiversitas_Nabati_Indigenous_dan_Edib/ii53EAAAQBAJ?hl=en&gbpv=0.

PYNKLYNX. 10/15/2020 Oct 15. **Witch's butter (Tremella mesenterica)**. Wikimedia Commons: iNaturalist. [accessed 2025 Sep 4]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Tremella_mesenterica_100470278.jpg.

RAJARATHNAM S, SHASHIREKHA MN. 2003. **MUSHROOMS AND TRUFFLES | Classification and Morphology**. In: Encyclopedia of Food Sciences and Nutrition. Academic Press. p. 4040–4048. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B012227055X008129.

RAYMUNDO T, MONTES-FUENTES G, VALENZUELA R. 11/25/2020. **Cookeina colombiana (Pezizomycetes, Ascomyocota) una especie nueva para el Departamento de Córdoba, Colombia**. Acta Bot Mex.(128). doi:10.21829/abm128.2021.1763. [accessed 2025 Sep 2]. https://abm.ojs.inecol.mx/index.php/abm/article/view/1763. ISSN: 2448-7589.

READ ND, BECKETT A. 02/01/1985. **The anatomy of the mature perithecium in *Sordaria humana* and its significance for fungal multicellular development**. Canadian Journal of Botany. 63(2):281–296. doi:10.1139/b85-033. [accessed 2025 Aug 20]. https://cdnsciencepub.com/doi/abs/10.1139/b85-033. ISSN: 0008-4026.

REECE JB, URRY LA, CAIN ML, WASSERMAN SA, MINORSKY PA, JACKSON RB. 2015. **Biologia de Campbell**. 10th ed. Sao Paulo: ARTMED.

RUBINI A, BELFIORI B, RICCIONI C, TISSERANT E, ARCIONI S, MARTIN F, PAOLOCCI F. 02/20/2011. **Isolation and characterization of *MAT* genes in the symbiotic ascomycete *Tuber melanosporum***. New Phytologist. 189(3):710–722. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03492.x. [accessed 2025 Mar 12]. https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1469-8137.2010.03492.x. ISSN: 0028-646X.

RUGER-HERREROS C, CORROCHANO LM. 01/06/2020. **Conidiation in Neurospora crassa: vegetative reproduction by a model fungus**. International Microbiology. 23(1):97–105. doi:10.1007/s10123-019-00085-1. [accessed 2025 Aug 28]. https://www.researchgate.net/publication/333653815_Conidiation_in_Neurospora_crassa_vegetative_reproduction_by_a_model_fungus. ISSN: 1139-6709.

RUOTSALAINEN AL, KEKKI T, OHENOJA E, VON BONSDORFF T. 10/2023. **Increase in Sarcosoma globosum observations reveals new fungal observation culture**. Fungal Ecol. 65:101282. doi:10.1016/j.funeco.2023.101282. [accessed 2025 Sep 5]. https://www.researchgate.net/publication/373717627_Increase_in_Sarcosoma_globosum_observations_reveals_new_fungal_observation_culture. ISSN: 17545048.

SAI I, BASAVARAJU R, THAKUR M, LAKHANPAL TN. 2023. **Health Benefits of Mushrooms: An Appraisal**. In: Singh I, Rajpal VR, Navi SS, editors. Fungal Resources for Sustainable Economy. Singapore: Springer Nature Singapore. p. 179–226. [accessed 2025 Aug 21]. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-981-19-9103-5_7.ISBN: 978-981-19-9102-8.

SAID. **Yo al enterarme**. Pinterest. [accessed 2025 Sep 5]. https://www.pinterest.com/pin/664843963771453319/.

SANDLE T. 2014. **FUNGI | Classification of the Peronosporomycetes**. In: Encyclopedia of Food Microbiology. 2nd ed. Elsevier. p. 44–53. [accessed 2025 Aug 10]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B978012384730000135X.

SCHOENFELD D, DREXLER P. 04/16/2023 Apr 16. **Thrush Pictures in Females. (Medical Visual Identification).** Welzo. [accessed 2025 Sep 4]. https://welzo.com/blogs/thrush/thrush-pictures-female.

SEAWRIGHT J. **Teloschistaceae. Xanthoria parietina**. Dorset Nature. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.dorsetnature.co.uk/pages-lichen/lch-17.html.

SERGEEV A. 2009. **Geastrum triplex – collared earthstar**. Alexey Sergeev: Texas Mushrooms. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.texasmushrooms.org/en/geastrum_triplex.htm.

SERGEEV A. 09/16/2020 Sep 16. **Close-up of Glomus macrocarpum(?) or may be Endogone mushroom found near a sandy path at the forest edge in Hensel Park. College Station, Texas**. Alexey Sergeev: Picture Archives. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.asergeev.com/pictures/archives/compress/2020/2775/26.htm.

SHARMA B, KRAMER EM. 2018. **Comparative Sex Organs: Plants**. In: Encyclopedia of Reproduction. Elsevier. p. 124–128. [accessed 2025 Aug 14]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B9780128096338206432.

SIERCK P. 08/04/2015 Aug 4. **Stachybotrys chartarum (atra)**. ET&T Indoor Environmental Surveys. [accessed 2025 Sep 4]. http://www.etandt.com/news/516/.

SILHAN L, REED RM. 12/2011. **A Blast from the Past**. Am J Med. 124(12):1132–1135. doi:10.1016/j.amjmed.2011.07.012. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.amjmed.com/article/S0002-9343%2811%2900579-1/fulltext. ISSN: 00029343.

SOHN KT, YOON KS. 2002. **Ultrastructural Study on the Cleistothecium Development in *Aspergillus nidulans***. Mycobiology. 30(3):117. doi:10.4489/MYCO.2002.30.3.117. [accessed 2025 Aug 31]. https://www.researchgate.net/publication/272428717_Ultrastructural_Study_on_the_Cleistothecium_Development_in_Aspergillus_nidulans. ISSN: 1229-8093.

SPARKS. 08/02/2025 Aug 2. **鬼神. #アークナイツ #明日方舟 #Arknights #星熊**. X (Twitter). [accessed 2025 Aug 8]. https://x.com/SparksSummer465/status/1951869690378162661.

STADLER DR. 12/1996. **Meiotic recombination in filamentous fungi**. J Genet. 75(3):265–280. doi:10.1007/BF02966307. [accessed 2025 Aug 24]. https://link.springer.com/article/10.1007/BF02966307. ISSN: 0022-1333.

STEINBERG G, HARMER NJ, SCHUSTER M, KILARU S. 12/2017. **Woronin body-based sealing of septal pores**. Fungal Genetics and Biology. 109:53–55. doi:10.1016/j.fgb.2017.10.006. [accessed 2025 Aug 16]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC5745230/. ISSN: 10871845.

SUN S, COELHO MA, DAVID-PALMA M, HUANG J, BIAN Z, HEITMAN J. 06/2025. **Fungal sexual reproduction and mating-type loci**. Current Biology. 35(11):R496–R503. doi:10.1016/j.cub.2025.04.061. [accessed 2025 Aug 8]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC12327351/. ISSN: 09609822.

SUTTON BC. 1999. **FUNGI | Overview of Classification of the Fungi**. In: Encyclopedia of Food Microbiology. Elsevier. p. 860–871. [accessed 2025 Aug 20]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/B0122270703007157.

SYRIO. 03/29/2025 Mar 29. **Morchella esculenta var. rotunda, Bezzecca (Ledro, Trentino)**. Wikimedia Commons. [accessed 2025 Sep 5]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Morchella_esculenta_var._rotunda_01.jpg.

THE GREAT LAKES NEXUS. 2017a. **Ascus**. Great Lakes nexus page of Mushroom, the Journal of Wild Mushrooming. [accessed 2025 Aug 25]. https://www.mushroomthejournal.com/greatlakesdata/Terms/ascoc302.html.

THE GREAT LAKES NEXUS. 2017b. **Chemical tests**. Great Lakes nexus page of Mushroom, the Journal of Wild Mushrooming. [accessed 2025 Sep 3]. https://www.mushroomthejournal.com/greatlakesdata/Terms/inamy354.html#chemi352.

THOMPSON LK. 2005. **Mapping Genes In Sordaria**. Furman University. [accessed 2025 Aug 24]. https://facweb.furman.edu/~lthompson/bgy30/30sorda.htm.

TOKKYU. 04/03/2025 Apr 3. **[heart]**. Pixiv. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.pixiv.net/en/artworks/128927675.

TRAIL F, SEMINARA A. 10/2014. **The mechanism of ascus firing – Merging biophysical and mycological viewpoints**. Fungal Biol Rev. 28(2–3):70–76. doi:10.1016/j.fbr.2014.07.002. [accessed 2025 Aug 24]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1749461314000189. ISSN: 17494613.

TYREZAL. 05/07/2025 May 7. **見てよ~** . Pixiv. [accessed 2025 Oct 15]. https://www.pixiv.net/en/artworks/130158846.

VALENZUELA R, SOTO-AGUDELO R, RAYMUNDO OJEDA T, GÓMEZ-MARÍN GD. 10/03/2016. **Ascomicetos de los guaduales en la reserva natural La Montaña del Ocaso, departamento del Quindío, Colombia**. Rev Acad Colomb Cienc Exactas Fis Nat. 40(156):438. doi:10.18257/raccefyn.352. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.researchgate.net/publication/309126635_Ascomicetos_de_los_guaduales_en_la_reserva_natural_La_Montana_del_Ocaso_departamento_del_Quindio_Colombia. ISSN: 2382-4980.

[VARIOS AUTORES]. 2005. **Al inicio del sendero: Estudios Etnobotánicos Secoya**. Cámara Ecuatoriana del Libro - Núcleo de Pichincha. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.google.com/books/edition/Al_inicio_del_sendero/Zq8NAAAAYAAJ?hl=en&gbpv=0&bsq=cookeina%20speciosa.ISBN: 978-9978-44-287-6.

VASHISHTA BR, SINHA AK. 2014. **Botany For Degree Students: Fungi**. Nueva Delhi: S. Chand Publishing. [accessed 2025 Aug 23]. https://www.google.com/books/edition/Botany_For_Degree_Students_Fungi/Z4ErDAAAQBAJ?hl=en&gbpv=0.ISBN: 8121928265.

VICENTE-PÉREZ K, VASCO-PALACIOS AM, ZURITA-BENAVIDES MG, PEÑUELA MORA MC. 06/03/2024. **Edible Mushrooms of Peri-Urban Kichwa Communities in the Andes-Amazon Piedmont, Ecuador**. J Ethnobiol. 44(2):188–204. doi:10.1177/02780771241250116. [accessed 2025 Feb 28].

https://repositorio.ikiam.edu.ec/jspui/bitstream/RD_IKIAM/802/1/A-IKIAM-000534.pdf. ISSN: 0278-0771.

VICENTE-PÉREZ KS. 09/11/2020. **Macrohongos silvestres comestibles utilizados por dos comunidades kichwa del Napo, Amazonía Ecuatoriana** [Ingeniera en Ecosistemas]. [Tena]: Universidad Regional Amazónica Ikiam. [accessed 2025 Feb 28]. https://repositorio.ikiam.edu.ec/jspui/bitstream/RD_IKIAM/548/1/TT-E-IKIAM-000009.pdf.

VICENTE-PÉREZ KS, PEÑUELA MC. 2021. **Funga Comestible de las Comunidades Kichwa del Cantón Arajuno**. Tena: Universidad Regional Amazónica Ikiam. [accessed 2025 Feb 28]. https://repositorio.ikiam.edu.ec/jspui/handle/RD_IKIAM/653.

VIZZINI A, ALVARADO P, CONSIGLIO G, MARCHETTI M, XU J. 03/15/2024. **Family matters inside the order *Agaricales*: systematic reorganization and classification of *incertae sedis* clitocyboid, pleurotoid and tricholomatoid taxa based on an updated 6-gene phylogeny**. Stud Mycol. 107(1):67–148. doi:10.3114/sim.2024.107.02. [accessed 2025 Sep 3]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC11003440/. ISSN: 0166-0616.

VAN VOOREN N, LOPEZ F. 2002. **Deux discomycètes intéressants récoltés à La Martinique**. Bull Mens Soc Linn Lyon. 71(4):152–156. [accessed 2025 Sep 3]. https://www.persee.fr/doc/linly_0366-1326_2002_num_71_4_13385.

VOYLES J, JOHNSON LR, BRIGGS CJ, CASHINS SD, ALFORD RA, BERGER L, SKERRATT LF, SPEARE R, ROSENBLUM EB. 09/04/2012. **Temperature alters reproductive life history patterns in *Batrachochytrium dendrobatidis* , a lethal pathogen associated with the global loss of amphibians**. Ecol Evol. 2(9):2241–2249. doi:10.1002/ece3.334. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.researchgate.net/publication/233385690_Temperature_alters_reproductive_life_history_patterns_in_Batrachochytrium_dendrobatidis_a_lethal_pathogen_associated_with_the_global_loss_of_amphibians. ISSN: 2045-7758.

WALT STURGEON. 07/20/2014 Jul 20. **Wynnea americana Thaxt.** Wikimedia Commons: Mushroom Observer. [accessed 2025 Sep 5]. https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Wynnea_americana_Thaxt_435369.jpg.

WANG Z, LIU J, HAMOUD YA, WANG Y, QIU R, AGATHOKLEOUS E, HONG C, SHAGHALEH H. 09/2022. **Natural 15N abundance as an indicator of nitrogen utilization efficiency in rice under alternate wetting and drying irrigation in soils with high clay contents**. Science of The Total Environment. 838:156528. doi:10.1016/j.scitotenv.2022.156528. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0048969722036257. ISSN: 00489697.

VAN WARMELO KT. 12/04/1971. **Conidial Nucleation in Stemphylium botryosum**. Bothalia. 10(2):335–339. doi:10.4102/abc.v10i2.1527. [accessed 2025 Aug 29]. https://journals.abcjournal.aosis.co.za/index.php/abc/article/view/1527. ISSN: 2311-9284.

WEINSTEIN RN, PFISTER DH, ITURRIAGA T. 07/31/2002. **A phylogenetic study of the genus *Cookeina***. Mycologia. 94(4):673–682. doi:10.1080/15572536.2003.11833195. [accessed 2025 Sep 3]. https://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/15572536.2003.11833195. ISSN: 0027-5514.

WHITTAKER K, VREDENBURG V. 05/17/2011 May 17. **An Overview of Chytridiomycosis**. Amphibia Web. [accessed 2025 Sep 4]. https://amphibiaweb.org/chytrid/chytridiomycosis.html.

WIK L, KARLSSON M, JOHANNESSON H. 12/11/2008. **The evolutionary trajectory of the mating-type (mat) genes in Neurosporarelates to reproductive behavior of taxa**. BMC Evol Biol. 8(1):109. doi:10.1186/1471-2148-8-109. [accessed 2025 Aug 7]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC2335104/. ISSN: 1471-2148.

WILKEN PM, STEENKAMP ET, WINGFIELD MJ, DE BEER ZW, WINGFIELD BD. 09/2017. **Which MAT gene? Pezizomycotina (Ascomycota) mating-type gene nomenclature reconsidered**. Fungal Biol Rev. 31(4):199–211. doi:10.1016/j.fbr.2017.05.003. [accessed 2025 Mar 12]. https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S1749461317300167. ISSN: 17494613.

WILLOWS VETERINARY CENTRE. 2025. **Malassezia Dermatitis**. Willows Veterinary Centre & Referal Service. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.willows.uk.net/specialisms/veterinary-dermatology/malassezia-dermatitis/.

WILSON AM, WILKEN PM, VAN DER NEST MA, WINGFIELD MJ, WINGFIELD BD. 04/30/2019. **It's All in the Genes: The Regulatory Pathways of Sexual Reproduction in Filamentous Ascomycetes**. Genes (Basel). 10(5):330. doi:10.3390/genes10050330. [accessed 2025 Aug 26]. https://www.mdpi.com/2073-4425/10/5/330. ISSN: 2073-4425.

WILSON AM, WILKEN PM, WINGFIELD MJ, WINGFIELD BD. 12/15/2021. **Genetic Networks That Govern Sexual Reproduction in the Pezizomycotina**. Microbiology and Molecular Biology Reviews. 85(4):1–31. doi:10.1128/MMBR.00020-21. [accessed 2025 Aug 10]. https://journals.asm.org/doi/10.1128/mmbr.00020-21. ISSN: 1092-2172.

YAKIR D. 2011. **The Stable Isotopic Composition of Atmospheric CO2**. In: Holland HD, Turekian HK, editors. Isotope Geochemistry. From the Treatise on Geochemistry. Academic Press. p. 113–150. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.google.com/books/edition/Isotope_Geochemistry/WUHEcqhZzmoC?hl=en&gbpv=0.

ZENG M, GENTEKAKI E, HYDE KD, ZHAO Q, MATOČEC N, KUŠAN I. 01/13/2023. **Phylogeny and Morphology of Novel Species and New Collections Related to Sarcoscyphaceae (Pezizales, Ascomycota) from Southwestern China and Thailand**. Biology (Basel). 12(1):130. doi:10.3390/biology12010130. [accessed 2025 Sep 3]. https://pmc.ncbi.nlm.nih.gov/articles/PMC9856026/. ISSN: 2079-7737.

ZZB. 05/10/2022 May 10. **北地的龙 #38 ……** . Pixiv. [accessed 2025 Oct 13]. https://www.pixiv.net/en/artworks/98258704.

ПЕСКОВА И, ОРИНЕНКО К. 2023. **The General Characteristic of Ascomycetes**. In: English for Biology Students: Micology. ЛитРес. p. 47–54. [accessed 2025 Aug 27]. https://www.google.com/books/edition/%D0%90%D0%BD%D0%B3%D0%BB%D0%B8%D0%B9%D1%81%D0%BA%D0%B8%D0%B9_%D0%B4%D0%BB%D1%8F_%D1%81%D1%82%D1%83%D0%B4%D0%B5%D0%BD/fbYDEQAAQBAJ?hl=en&gbpv=1.ISBN: 9785046325805.

はべりぁ. 08/14/2025 Aug 14. **ギラメキ**. Pixiv. [accessed 2025 Sep 4]. https://www.pixiv.net/en/artworks/133877200.

ポン汰. 07/12/2025 Jul 12. **旅先での焼肉** . Pixiv. [accessed 2025 Oct 15]. https://www.pixiv.net/en/artworks/132638740.

ゆいが. 08/17/2025 Aug 17. **幾度と触れられてきた、私の心よ**. Pixiv High Schoolers Illustration Contest 2025. [accessed 2025 Aug 21]. https://www.pixiv.net/en/artworks/134013932.

ﾇ. 04/18/2025 Apr 18. **boom**. Pixiv. [accessed 2025 Sep 5]. https://www.pixiv.net/en/artworks/129459118.

七田のQTIAN. 05/25/2025 May 25. **day72**. Pixiv. [accessed 2025 Aug 26]. https://www.pixiv.net/en/artworks/130809549.

七田のQTIAN. 06/10/2025 Jun 10. **day88**. Pixiv. [accessed 2025 Oct 13]. https://www.pixiv.net/en/artworks/131409024.

Declaración de conflicto de intereses.

Declaro que creé este trabajo con el motivo único de dejar rastro en Internet cuando desaparezca. Tengo muchos intereses que quisiera lograr con esta y todo lo que hago, pero si vamos a ponernos puritanos, entonces se puede reducir a que simplemente quería compilar información de algo X de un modo comprensible y más accesible, sin formalismos y sin la presión de algún editor pesado (Por eso creé *International Diacritic Texts*). Sí, de esto no ganaré un centavo.

De una vez declaro, y vuelvo a declarar, que este archivo es de uso libre, todo lo que me interesa del uso de terceros es que mencionen mi nombre y lo difundan, que se reconozca mi autoría de este documento. De ahí pueden referenciarlo, citarlo, parafrasear o lo que os venga en gana. Eso sí, prohibido poner a la venta este documento, o cualquier parte de este documento. ¿Has visto este trabajo a la venta o bajo alguna cuenta que lleva mi nombre y que lo venda? ¡Probablemente no soy yo! Por favor, siéntase libre de denunciar el contenido. Dado que yo existo en muchas plataformas, si tienes dudas, puedes consultarme a mi correo.

Agradecimientos.

A los juegos de Roblox por brindar momentos de relajación cuando no comprendía conceptos y quería estrellar mi ordenador contra el concreto (Regretevator principalmente). A AQUISI y los ~~webones~~, y a Zellendust por lo mismo. A los autores de las distintas obras, sistemas de información y artículos que consulté, para hacer este trabajo posible.

La verdad no pensé que iba a llegar tan lejos. Planeaba hacer unas cuantas cosillas más, pero, ahora mismo son las 3 de la mañana, se me dañó el Mendeley (maldita sea), y ya debo preparar cosas para una expedición importante que sí, va a ser muy interesante y todo, pero me va a quitar mucho tiempo para el proyecto final de la Carrera. No me arrepiento de haberlo dejado en pausa… demasiado en pausa. O bueno sí, sí me arrepiento, pero, si era algo que realmente me interesa, ¿Por qué no encontraba las ganas de hacerlo? También es quizás por eso que este artículo existe.

Seguro se vienen tiempos oscuros con respecto a ese proyecto final. Será un buen recordatorio leer esta parte del trabajo. Debería estar avisando a los supervisores, pero me da una mezcla de miedo, de pena y de sentimiento de arrastre (irresponsabilidad). Una lástima que International Diacritic Texts no cuente como un proyecto válido. Es posible que eso me retrase en mis objetivos de vida, es posible que ni los cumpla, que llegar a ser investigador formal me quede muy lejos, siquiera tener trabajo relacionado con la Carrera.

Pero, por lo menos, no voy a dejar que el mundo me olvide y deseche tan fácilmente. Al final, el verdadero conflicto de interés de este trabajo es, justamente, eso. Dejar una huella. Una obra de consulta libre que todos pueden leer, traducir, examinar, e incluso referenciar o desarrollar nueva información, refutarla (¿notaste algo que podría estar mal o que ha cambiado? ¡Avísame!).

La universidad me abruma porque hay gente mucho más capaz que yo en muchas cosas. Pero ahora mismo, diría que no me da mal gusto haber estudiado esta Carrera. Me gusta relacionar las cosas. Sobre todo, con las especies, cómo una especie que parece muy primitiva se relaciona con otra más compleja y bonita (checa la parte de Taxonomía completa). Química, Física, Filogenia, Evolución... No sé si llegues a leer esto, lector/a. Pero, de verdad, espero que este trabajo te haya servido y permitido continuar con lo que sea que estabas haciendo.

¿Y todavía sigues leyendo? Vaya que eres un curioso/una curiosa.

¿Quieres escuchar algo gracioso? Soy un cobarde para hablar con la chica que me gusta. No tengo una fija tampoco… Estoy colgado solamente de probabilidades.